

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ
ДЛЯ СТУДЕНТОВ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

А.И. АТАБЕКОВА
Е.И. УСТИНОВА

Цитология растений

Издание четвертое,
переработанное и дополненное

Допущено Управлением высшего и среднего специального образования Государственного агропромышленного комитета СССР в качестве учебника для студентов высших учебных заведений по специальности "Агрономия"

МОСКВА ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" 1987



ББК 28.55
А92
УДК 581.8(075.8)

Рецензенты: доктор сельскохозяйственных наук *З. В. Абрамова*, доктор сельскохозяйственных наук *А. З. Латыпов*.

Атабекова А. И., Устинова Е. И.

А92 Цитология растений.— 4-е изд., перераб. и доп.— М.: «Агропромиздат», 1987. — 246 с.: ил. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).

На примере сельскохозяйственных культур дано общее понятие о растительной клетке, ее строении, роли отдельных структур в делении. Рассказано о полициондии, микро- и макроспорогенезе, развитии мужского и женского гаметофитов, оплодотворении и эмбриогенезе.

В 4-м издании (3-е в 1980 г.) материал переработан и дополнен новыми материалами, обобщающими последние достижения цитологии.

А 3803010300—317 216—87
035(01)—87

ББК 28.55

© Издательство «Колос», 1980

© ВО «Агропромиздат», 1987, с изменениями

Цитология (от греч. *kytos* — ячейка, клетка) — это наука о структуре и жизнедеятельности клетки. Исследование клеточной структуры началось более 100 лет назад. Один из основоположников диалектического материализма Фридрих Энгельс в своем труде «Диалектика природы» указывал, что в XIX в. особое значение имели три великих открытия: доказательство превращения энергии, открытие клетки — структурной единицы всех живых организмов и теория развития, впервые обоснованная в трудах Чарльза Дарвина.

Открытие клетки и клеточная теория были признаны учеными далеко не сразу. Первоначальную механистическую трактовку этой теории со временем сменило восприятие ее с физиологических позиций, т. е. понимание основных функций и процессов воспроизводства клетки, приспособляемости ее к условиям среды.

Развитие клеточной теории и учения о клетке тесно связано с изготовлением оптики и созданием микроскопа. Клетка была открыта в 1665 г. физиком Робертом Гуком, который, рассматривая тонкие срезы пробки и других растительных тканей на собственноручно сконструированном микроскопе, обнаружил мельчайшие полости и назвал их клетками. Несмотря на то что Р. Гук из своих наблюдений не сделал никаких обобщений, его описания послужили стимулом для систематических исследований в области анатомии растений.

В 1671 г. анатомы растений Мальпиги и Грю одновременно и независимо друг от друга подтвердили открытие Гука, показав, что растения состоят из тесно расположенных «пузырьков» или «мешочков». Свой труд Мальпиги назвал «Обзором анатомии растений», а Грю — «Началом анатомии растений». Величайшая заслуга этих ученых в том, что они обосновали учение об анатомии растений. Таким образом, уже в XVII в. клеточное строение было известно, хотя роль клетки как основной структурной единицы всех живых организмов еще не была осознана. Первые ученые-цитологи придавали большое значение строению клеточной оболочки, недооценивая значение содержимого клетки — протопласта. Эти ошибочные представления господствовали в биологии на протяжении почти полутора столетий. Между тем развитие учения о клетке прогрессировало по мере совершенствования строения микроскопа, у которого вначале появились штатив с подвижным тубусом, затем осветительное зеркало и ахроматическая линза.

В 1680 г. с помощью довольно простого микроскопа с короткофокусной линзой, несколько увеличивающей изображение, Антоном ван Левенгуком были обнаружены различные одноклеточные организмы и животные клетки (эритроциты, сперматозоиды). Несколько ранее (в 1676 г.) им же впервые были описаны ленты хроматофоров у водоросли спирогиры с зелеными шариками, т. е. хлоропластами.

В XIX в. аналогичные исследования были проведены Мольденгауером (1812) и особенно Дютроше (1824), окончательно обосновавшими морфологическую самостоятельность клеток как основных элементов строения живой материи. Впервые производя мацерацию тканей, т. е. разъединение клеток в результате разрушения межклеточного вещества, они показали, что ткань образована из отдельных клеток, склеенных между собой.

Несмотря на то что еще в XVII в. Левенгук неоднократно наблюдал ядра растительных и животных клеток, он не придал им должного значения и не выделил их в качестве самостоятельных органелл клетки. Это было осуществлено лишь в 1831 г. Робертом Броуном, указавшим на ядро как на обязательный компонент растительной клетки и назвавшим его *nucleus*. Изучение ядра он проводил на клетках эпидермиса и других тканей орхидных. Вслед за Броуном в 1837—1839 гг. ядро описал Франц Мейен. К этому же периоду относятся первые наблюдения и над остальным содержимым клетки — цитоплазмой (протоплазмой).

Термин «протоплазма», предложенный в 1839 г. чешским ученым Яном Пуркиня, получил всеобщее признание после опубликования обстоятельных исследований Гуго фон Моля (1846). В 1861 г. Максом Шультцем было установлено, что собственно цитоплазма, являясь сущностью живого, свойственна всем клеткам, в то время как оболочка — продукт ее жизнедеятельности.

Указанные открытия, сделанные учеными в XIX в., заметно обогатили науку в области изучения растительных и животных клеток. Так, трудами ботаника Матиаса Шлейдена и зоолога Теодора Швана была обоснована общность структуры клеток у растений и животных. В 1839 г. был опубликован трактат Т. Швана под названием «Микроскопическое исследование над сходством в строении животных и растений», в котором доказывалась общность клеточного строения для всего живого. Их теория включает три основных положения: теорию образования клетки, общность клеточного строения всех органов растения и распространение этих двух принципов на особенности роста и развития растений и животных. Ими был изучен процесс развития клетки в ее онтогенезе и показаны разнообразие и разнокачественность клеточных структур у животных и растений.

Шлейдена и Швана в истории науки о клетке нередко называют единственными оформителями клеточной теории, в то

время как они своими исследованиями лишь завершили ее основание. Кроме того, несовершенства техники того времени мешали формированию подлинных представлений о структуре клетки. Так, оставалась недооцененной роль цитоплазмы, хотя разными исследователями уже были открыты и описаны клеточное ядро, хлорофилловые и крахмальные зерна и кристаллы оксалата кальция. В истории становления клеточной теории почетная роль принадлежит русскому ботанику Павлу Федоровичу Горянину, сформулировавшему принцип, согласно которому клетка — универсальная модель организации живых существ. Им же в 1834 г. было четко сформулировано положение о клеточном строении всего живого. Он — автор многих учебников, из которых наибольший интерес представляет книга «Начальные основы ботаники» (1827).



Рудольф Вирхов (1821—1902).

Однако наивысшим этапом в развитии клеточной теории являются труды Рудольфа Вирхова, пересмотревшего клеточную теорию и заменившего представление о цитогенезе законом: «*Omnis cellula e cellula*» (каждая клетка из клетки). Впоследствии теория Вирхова (1859), так называемая клеточная патология, сыграла большую роль в развитии цитологии, способствуя сближению этой науки с медициной.

Последняя треть XIX в. ознаменовалась крупнейшими открытиями в области цитологической науки: в растительной клетке были обнаружены особые внутриклеточные структуры — хромосомы, а также описаны способы деления ядра. Тогда же зоологи Шнейдер (1873) и Бючли (1874) наблюдали картину деления ядра в животных клетках (черви), но не сумели обобщить и оценить виденного ими явления. Эти интересные открытия были сделаны русским ученым И. Д. Чистяковым в 1874 г. Со времени выхода в свет его классического труда о структуре и делении ядра растительной клетки началось развитие цитологии в России. В 1875 г. Э. Страсбургером также было подробно описано деление ядра оплодотворенной яйцеклетки.

Им же были предложены термины: «профаза», «метафаза», «анафаза», «гаплоидное» и «диплоидное» число хромосом. Непрямое деление ядра — мейоз при образовании половых клеток у растений впервые наблюдали Э. Страсбургер (1883—1888), Л. Гиньяр (1889) и В. П. Беляев (1892—1901).



Сергей Гаврилович Навашин
(1857—1930).



Лидия Петровна Бреславец
(1882—1967).

Открытие в 1896 г. выдающимся русским ученым Сергеем Гавриловичем Навашиним двойного оплодотворения у покрытосеменных растений положило начало новой эре исследований в биологической науке. С. Г. Навашин является также основателем науки о ядре — *кариологии*.

Исследования XX в. принесли громадные успехи цитологической науке, чему способствовали усовершенствования в области микроскопии, в частности в конструкции новых микроскопов.

Плеяде русских ученых принадлежит заслуга в изучении морфологии и чисел хромосом у многих видов, родов и семейств растений (труды С. Г. Навашина, М. С. Навашина, Г. А. Левитского, Л. Н. Делоно и др.), что сыграло весьма существенную роль при решении филогенетических и генетических проблем.

В 1930 г. была опубликована книга Л. П. Бреславец «Введение в цитологию» — первое отечественное учебное пособие по цитологии, на котором воспитывались многие поколения советских цитологов. К этому времени в развитии цитологии наступил резкий перелом: вместо раздельного изучения структуры и функций клетки их стали исследовать в совокупности.

Клеточная теория, блестяще трактующая единство органического мира и историческое его развитие, получила всеобщее признание, послужила мощным толчком к дальнейшему усовершенствованию различных отраслей биологии. Современная цитология тесно связана с целым рядом других биологических

наук, например ботаникой, генетикой, селекцией, молекулярной биологией, физиологией, микробиологией, вирусологией, а также биохимией и биофизикой.

Результаты работ, проводимых в нашей стране и за рубежом, показали значительную эффективность цитологических и эмбриологических исследований при решении основных теоретических проблем биологии, а также практических задач, стоящих перед сельским хозяйством, медициной, пищевой промышленностью.

На современном этапе развития научно-технического прогресса цитологические и эмбриологические методы стали важными элементами познания живых объектов. Необходимость развития этих исследований сформулирована в решениях XXVII съезда КПСС. Цитология стала составной частью программы «Биотехнология», направленной на разработку новых методов управления жизнедеятельностью и наследственностью живых организмов, создание новых высокоорганизованных форм растений, животных, микроорганизмов.

Цитологические исследования полностью связаны с применением микроскопа, а также с использованием многочисленных приемов препаративной и аналитической химии и биофизики.

Основным прибором цитологических исследований является *световой микроскоп*, до сих пор не утративший своего значения при изучении клетки. Существуют самые разнообразные модели световых микроскопов. Для каждого способа микроскопирования необходимы свои методы приготовления препаратов. При изучении клетки под световым микроскопом многие ее структурные компоненты остаются незамеченными. Кроме того, при этом методе исследования живую клетку приходится обычно фиксировать (умерщвлять), дифференцированно ее окрашивать для выделения отдельных структур, что позволяет получить постоянные препараты хорошего качества, на которых отчетливо видно строение растительной клетки. Однако в некоторых случаях фиксирующие агенты (спирт, кислоты, формалин, соли металлов) и красители могут исказить истинную картину клеточной структуры, заменив ее артефактами (структуры, созданные фиксирующим веществом). В этом случае наряду с постоянными препаратами следует параллельно изучать живые клетки. Последние чаще всего окрашивают: нейтральными красителями — цитоплазму, янусом зеленым — митохондрии, метиленовым синим — комплекс Гольджи. Используют и некоторые другие красители, сравнительно легко проникающие в живые клетки.

Для изучения строения живой клетки были созданы специальные микроскопы *фазово-контрастный, интерференционный, поляризационный и люминесцентный*.

Фазово-контрастный метод основан на том, что различные участки прозрачного препарата отличаются друг от друга по показателю преломления. В результате происходит смещение

фаз, приводящее к изменению яркости и контрастности изображения. Этот метод открывает перед цитологами широкие возможности в познании живых клеток, их органелл и всевозможных включений в неповрежденном виде. Интерференционная микроскопия также основана на получении контрастного изображения неокрашенной живой клетки. Ее проводят на специальных микроскопах, приспособленных к этим исследованиям. При поляризационной микроскопии используют способность некоторых структур преломлять поляризованный свет, что связано с определенной ориентацией молекул и способностью двойного лучепреломления (анизотропные структуры). С помощью поляризационного микроскопа определяют ориентировку частиц в клетках, обнаруживают структуры с двойным лучепреломлением, наблюдают над молекулярной организацией различных зон клетки.

С помощью люминесцентного микроскопа также изучают живые, нефиксированные клетки. Люминесценцией называется свечение объекта в результате поглощения световой энергии, вызываемое ультрафиолетовыми, а также синими и фиолетовыми лучами. Многие клеточные структуры обладают способностью к собственной (первичной) люминесценции. Так, хлорофилл, содержащийся в хлоропластах растительных клеток, обладает ярко-красной люминесценцией; довольно отчетливое свечение имеется у витаминов А и В, а также некоторых бактерий.

Однако большинство клеточных веществ способно к свечению лишь после обработки их специальными красителями (вторичная люминесценция). К таким красителям относятся акридин оранжевый, барбаринсульфат, флоксин, флуоресцин и др. Многие из этих красителей способны избирательно окрашивать отдельные клеточные структуры, что помогает их изучению. Так, акридин оранжевый при известных условиях окрашивает ДНК в зеленый, а РНК в оранжевый цвет, что широко используется при определении локализации нуклеиновых кислот в растительных и животных клетках. Люминесцентный метод дает возможность изготовить контрастные препараты, удобные для изучения, а также определять функциональное состояние отдельных клеток.

Изучение клеточных структур на молекулярном уровне при помощи электронного микроскопа проводят на предварительно фиксированных и подготовленных препаратах. Их рассматривают на световом экране или фотографируют.

Современные методы исследований обуславливают взаимосвязь между структурой и функцией, структурой и обменом, что приводит к полному смыканию морфологии с биохимией и физиологией клетки. Так, в наше время широко распространены разные методы определения химического состава и химической динамики клеток.

С помощью цитологических методов исследования производят всевозможные анализы основных клеточных структур, нуклеиновых кислот, углеводов, ферментов и т. п. При исследовании функционального состояния клеток выявляют роль клеточных структур в процессе метаболизма в онтогенезе. Успешному изучению отдельных клеточных органелл — ядра, хромосом, пластид, митохондрий, рибосом и др. — во многом способствует метод фракционного центрифугирования.

Химический состав клетки можно определить и на основе ее физических особенностей, в частности по избирательному поглощению молекулами ультрафиолетовых, инфракрасных, а также рентгеновских лучей. Спектральное определение химического состава клеток, или так называемый метод *цитофотометрии*, позволяет установить не только качественное, но и количественное соотношение внутриклеточных структур.

Во многих лабораториях при решении различных цитологических проблем используют свойства меченых радиоактивных изотопов, например фосфора (^{32}P), железа (^{59}Fe), серы (^{35}S), углерода (^{14}C) и др. Сочетание цитофотометрии с методом *радиоавтографии* дает возможность определить локализацию веществ не только в самих клетках, но и в отдельных ее органеллах. С применением комплексных методов — радиоавтографии, цитофотометрии и электронной микроскопии — были получены весьма ценные данные о метаболической активности, месте синтеза и перемещении пластических веществ клетки.

В современной цитологии применяют различные химические ультрамикрометоды изучения одиночных клеток при их культуре в искусственных условиях для определения газообмена, минерального состава, ферментов и т. п.; с помощью *микрохирургии* производят операции по извлечению и трансплантации ядра из одной клетки в другую. Для экспериментальных целей при изучении чувствительности клеточных ядер и цитоплазмы используют микроманипуляторы самой различной конструкции.

Среди современных приемов исследования особое место занимают *методы культуры клеток и тканей*. Разработан комплекс экспериментальных методов, позволяющих поддерживать рост и размножение растительных клеток, изолированных из растений и помещенных для выращивания на специальные стерильные питательные среды. В этих условиях клетки утрачивают признаки, характерные для той ткани, из которой они были взяты, и в дальнейшем ведут себя как независимые одноклеточные организмы. При выращивании на твердой питательной среде размножающиеся клетки формируют видимые простым глазом колонии (культура ткани, или каллус), а при выращивании в жидкой питательной среде возникает суспензия, состоящая из одиночных клеток и различных по числу клеток агрегатов (культура клеток). Это состояние неорганизованного роста и размножения клеток можно поддерживать в течение

многих лет. Меняя состав фитогормонов в среде, можно индуцировать формообразование в культуре ткани и осуществлять регенерацию целого растения. Все эти приемы позволяют изучать поведение растительных клеток на организменном и одно-клеточном уровнях, а также при переходе от дифференцированного состояния к недифференцированному росту и при регенерации целого растения.

Разработаны приемы освобождения растительных клеток от твердых клеточных оболочек для получения культуры изолированных протопластов, отграниченных от окружающей среды одной только плазмалеммой. Изолированные протопласты получают в результате комбинированного действия ряда ферментов (пектиназы и целулазы), которые гидролизуют клеточные оболочки. В результате возникает возможность более детального изучения внутреннего строения клетки. Культивирование протопластов приводит в дальнейшем к ресинтезу клеточных стенок и образованию обычной культуры клеток, из которой затем можно вновь регенерировать целое растение. Изолированные протопласты представляют также большой научный и практический интерес, поскольку, изменяя соответствующим образом состав питательной среды, можно стимулировать их слияние друг с другом, осуществляя таким образом процесс так называемой соматической (неполовой) гибридизации растительных клеток. Культивируемые затем в определенных условиях гибридные протопласты могут дать начало новому растению с признаками, унаследованными от обоих родителей. Соматическая гибридизация может применяться во всех случаях, когда получение гибридов обычным (половым) путем невозможно из-за ряда физиологических или цитогенетических барьеров между растениями, например при отдаленной гибридизации.

Клеточное строение, характерное для всех растительных и животных организмов, обусловлено деятельностью клеток, составляющих единое целое. Основные свойства живой материи — это обмен веществ, рост, раздражимость, саморепродукция, наследственность, изменчивость и т. п. — осуществляются на уровне клеток. Несмотря на различия в структуре и функциях клеток отдельных организмов, имеются некоторые общие особенности, присущие всем клеткам, они и являются основным предметом цитологических исследований.

В многоклеточных растительных и животных организмах существует физиологическое разграничение функций, определяющее специализацию клеток различных тканей. Но при этом каждая клетка несет полную генетическую информацию, которая находится либо в активном, либо в репрессированном виде. Отсюда возникла возможность выращивания полноценного растения лишь из одной единственной соматической клетки. Развитие и специализация клеток многоклеточного растения — результат последовательного избирательного включения различ-

ных участков хромосом. Этот сложный процесс называется *дифференцировкой* клеток.

Возникновение в процессе эволюции многоклеточности открыло широкие перспективы для приспособления организмов к различным условиям внешней среды. Чем выше растение в эволюционном отношении, тем совершеннее в нем процесс специализации клеток.

Клеткам высших растений, кроме способности к превращению солнечной энергии и размножению путем саморепродукции, свойственны другие особенности, благодаря которым они оказываются приспособленными к той сложной и согласованной деятельности, какой является жизнь многоклеточного организма.

Многоклеточное растение возникает из одной оплодотворенной яйцеклетки. Следовательно, клетка — особая единица, обладающая всеми свойствами живого и передающая их из поколения в поколение. Условно называя клетку единицей, не следует забывать, что она характеризуется весьма сложной химической и структурной организацией. Между растительными и животными организмами существует глубокое принципиальное различие, связанное с особенностями их клеточной структуры. Так, зеленые растения благодаря хлоропластам могут поглощать солнечную энергию, превращать ее в химическую и запасать в виде углеводов и в макроэргических связях молекул *аденозинтрифосфорной кислоты* (АТФ), к чему не приспособлены клетки животных.

Синтезирующиеся в клетках зеленых частей растений углеводы, жиры и белки не могут быть непосредственно использованы для клеточных процессов. В результате распада этих веществ высвобождается энергия, которая также запасается в виде АТФ. Впоследствии эта энергия и значительная часть низкомолекулярных продуктов расщепления углеводов, жиров и белков служат для синтеза новых углеводов, жиров и белков. При этом молекула АТФ переносит полученную за счет солнечного света свободную энергию от центров дыхания или фотосинтеза во все части клеток, обеспечивая течение процессов, связанных с ее потреблением.

С помощью электронной микроскопии установлено существование двух основных типов клеточной организации. К наиболее примитивному типу — *прокариотическому* (доядерному) относятся клетки бактерий и синезеленых водорослей, не имеющие клеточного ядра, к более совершенному — *эукариотическому* (ядерному) — клетки всех остальных одноклеточных и многоклеточных растений, животных и человека. Они содержат сложное ядро, отграниченное от цитоплазмы ядерной оболочкой.

Прокариоты отличаются от эукариот небольшими размерами (0,5—3 мкм) и более простой организацией. Протопласт этих клеток заключен в плазматическую мембрану (плазмалем-

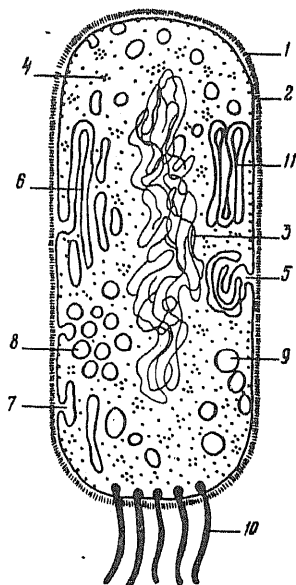


Рис. 1. Комбинированная схема прокариотической клетки:

1 — клеточная стенка, 2 — плазматическая мембрана, 3 — ДНК в зоне нуклеоида, 4 — полирибосомы цитоплазмы, 5 — лизосома, 6 — ламеллярные структуры, 7 — впячивание плазматической мембраны, 8 — хроматофоры, 9 — вакуоли с включениями, 10 — жгутики, 11 — пластинчатые тилаконды. По Ченцову.

ма), обычно покрытую клеточной стенкой. Мембранные системы прокариотической клетки весьма слабо выражены (за исключением некоторых бактерий и синезеленых водорослей) и развиваются за счет плазматических мембран (рис. 1). Цитоплазма прокариотической клетки богаче рибосомами, расположенными в ее наружном слое. Однако основное отличие в строении клеток прокариот и эукариот — организация их генетического аппарата. Роль ядра у прокариот выполняет *нуклеоид*. Эта структура состоит из одиночной кольцевой молекулы *дезоксирибонуклеиновой кислоты*

(ДНК), практически лишенной белков, у бактерий она носит название *генофор*, т. е. носитель генов. Нуклеоид не отделен мембраной от цитоплазмы. Размножение бактерий происходит исключительно путем деления исходной клетки, которому предшествует редупликация генетического материала, распределяемого с помощью особого механизма между двумя дочерними клетками.

В пределах эукариотического типа клетки растений и животных по своей структуре отличаются друг от друга гораздо меньше, чем клетки прокариот от клеток эукариот. Различия между клетками прокариотических и эукариотических организмов настолько разительны, что возникает предположение о том, что переход от одного типа клеточной организации к другому является определенным этапом в ходе эволюции живой природы.

Для всех эукариот характерны отграниченные мембранные органеллы — ядро, митохондрии и лизосомы, а также сильно развитая система внутриклеточных мембран — эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи. Цитоплазма эукариотических клеток способна к движению, а ядра их содержат ядрышки и хромосомы, состоящие из ДНК и гистонов (рис. 2). Молекулы ДНК эукариот в отличие от ДНК прокариот полирепликантные и линейные.

Для эукариотических клеток характерно наличие ядерной оболочки, состоящей из липопротеидных мембран с полинуклеарным пространством между ними. В оболочке имеются спе-

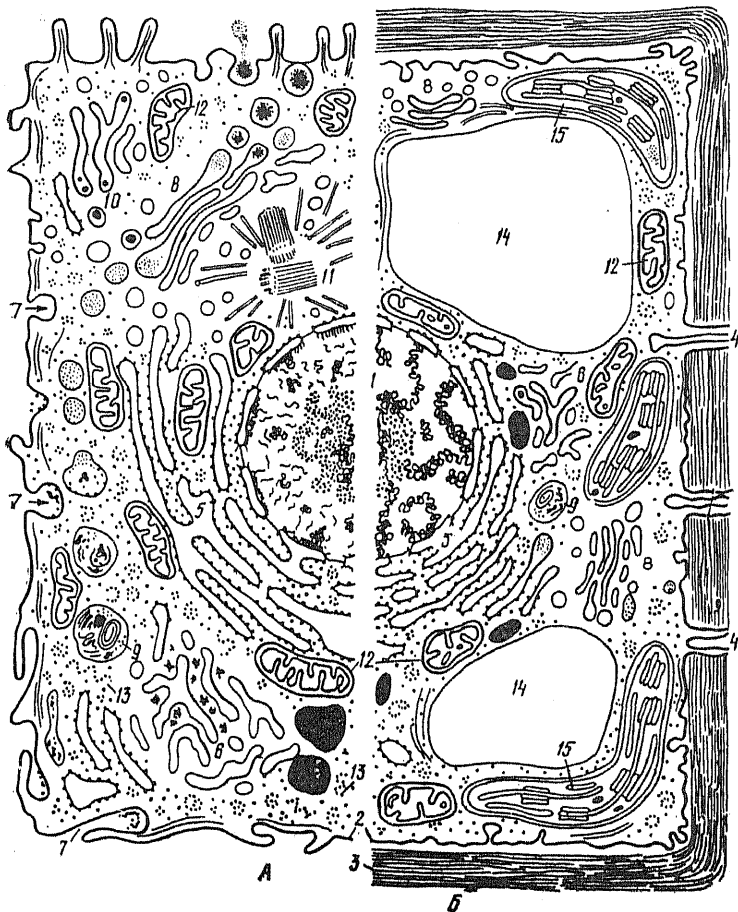


Рис. 2. Комбинированная схема строения эукариотической клетки.

А — клетка животного происхождения; Б — растительная клетка: 1 — ядро с хроматином и ядрышком, 2 — плазматическая мембрана, 3 — клеточная стенка, 4 — плазмодесмы, 5 — гранулярная эндоплазматическая сеть, 6 — гладкая эндоплазматическая сеть, 7 — пиноцитозная вакуоль, 8 — аппарат Гольджи, 9 — лизосома, 10 — жировые включения в гладкой эндоплазматической сети, 11 — центриоль и микротрубочки центросферы, 12 — митохондрия, 13 — полирибосомы гиалоплазмы, 14 — центральная вакуоль, 15 — хлоропласт. По Ченцову.

циальные структурные образования — поры, через которые происходит сообщение ядерного вещества с гиалоплазмой.

Общее строение клеток различных организмов, отмеченное еще Т. Шваном (1839), было научно обосновано в 1920 г. академиком Н. И. Вавиловым в открытом им законе гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Под термином «гомологичность» подразумевается сходство объектов по основным признакам и различие — по второстепен-



Николай Иванович Вавилов
(1887—1943).

ным. При этом структурная гомология является результатом их внутриклеточных функций, в то время как разнообразие признаков — следствием не только их специализации внутри организма, но и приспособлением в процессе эволюции. Так, прокариотические клетки могут отличаться друг от друга по величине, структуре клеточных стенок, особенностям вакуолярной системы и многим другим второстепенным особенностям, но постоянными и обязательными компонентами их цитоплазмы являются рибосомы, а ДНК нуклеоида управляет процессом деления клеток.

Та же самая закономерность наблюдается и у эукариот.

Микроскопическое изучение клеток растений и животных показало изумительное сходство в их структуре и функциях, наряду с чем обнаруживается огромное разнообразие признаков даже в пределах одного многоклеточного организма. Клетки растений характеризуются рядом структурных и функциональных особенностей, отличающих их от клеток животных. К таким особенностям относятся: наличие упругой и прочной клеточной оболочки; значительное развитие вакуолярной системы, в большой степени определяющей осмотические свойства клетки; существование пластид, способствующих прохождению первичного синтеза органических веществ из углекислого газа и воды под влиянием солнечной энергии; преобладание в клетках процессов синтеза над процессами освобождения энергии.

Специализация клеток и особенно групп клеток (тканей) определяется функциями, которые они выполняют в организме, что отражается и в их местоположении. Так, в точках роста стеблей и корней находятся недифференцированные, постоянно делящиеся меристематические клетки; в проводящих участках стебля — ситовидные трубки с клетками-спутницами, наружные органы растений покрыты клетками эпидермиса, но на всасывающей поверхности корня они обладают иными свойствами, чем на поверхности листа.

Основная функция клетки — сохранение и передача от поколения к поколению наследственной информации, закодированной в виде ДНК. Большая часть ДНК находится в клеточном ядре, ее содержат также хлоропласты, митохондрии и другие

органеллы. ДНК активно функционирует в процессе жизни клетки, управляя деятельностью клетки через синтез белков. Необходимая для синтеза белков информация поступает от ДНК в форме специфических молекул информационной рибонуклеиновой кислоты (иРНК) в рибосомы — специальные клеточные гранулы, в которых и протекает синтез белка.

**Вопросы
для**

самопроверки

1. В чем преимущество многоклеточных организмов перед одноклеточными?
2. Чем обусловлена специализация клеток многоклеточных растений в онтогенезе?
3. В чем сходство и в чем различие между растительными и животными клетками?
4. Какова роль АТФ в клетке?
5. В чем сходство и в чем различие между прокариотическим и эукариотическим типами клеток?

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Необычно разнообразна природа растительного мира. Наряду с многоклеточными растениями, состоящими из огромного числа клеток, существуют малоклеточные и даже одноклеточные организмы. Число последних чрезвычайно велико, к простейшим из них относятся бактерии, многие одноклеточные водоросли.

Не все одноклеточные организмы имеют простое строение. Существуют одноклеточные организмы, которые по внешнему виду напоминают высокоорганизованные растения. Например, тело водоросли каулерпы (*Caulerpa*), произрастающей на каменистом дне заливов Средиземного моря, расчленяется на части, подобные органам высших растений (корни, стебли и листья). Внутренняя полость тела водоросли заполнена цитоплазмой, включающей многочисленные ядра. Изнутри сложное тело каулерпы укрепляется палочкообразными выростами, не образующими отдельных перегородок, поэтому оно представляет собой одну громадную многоядерную клетку.

Клетки многоклеточных растений в процессе онтогенеза часто меняют форму; может видоизменяться и строение их оболочек, последние иногда утолщаются настолько, что полость клеток почти исчезает, а сами они утрачивают способность делиться. Кроме отмеченных, возможны и другие изменения, затрагивающие биохимический состав клеток или даже вызывающие их отмирание.

Форма растительных клеток чрезвычайно разнообразна и зависит главным образом от их функций. Свободные клетки обычно бывают шаровидными, овальными и яйцевидными, в то время как в тканях растений их форма под давлением массы других клеток часто становится многогранной. Изучая клетки под микроскопом, всегда следует учитывать их трехмерность. Представления о действительной форме клеток могут быть получены только при серийном изготовлении срезов определенной толщины, ориентированных различным образом. В основном клетки растений делятся на два типа: *паренхимные* и *прозенхимные*. У клеток первого типа длина, ширина и высота примерно одинаковые; прозенхимные клетки вытянуты в длину и имеют заостренные концы. Эти отличия можно наблюдать лишь на продольных разрезах.

Размеры растительных клеток варьируют от тысячных долей миллиметра — у бактерий до нескольких сантиметров — у некоторых харовых водорослей. У покрытосеменных растений большинство клеток имеет размер от 0,015 до 0,66 мм в поперечнике. Длина паренхимных клеток запасющих тканей, например, клубней или сочных плодов может достигать 1 мм и более. Наи-

большей длиной отличаются прозенхимные клетки лубяных волокон: у льна и конопли 20—40 мм, у крапивы 60, у рами более 200 мм. Одноклеточные волоски хлопчатника достигают 65 мм. Среди низших растений наиболее крупные клетки встречаются у водорослей с неклеточным строением, к примеру, у таких, как *Vaucheria* (0,5—2 мм) и *Saulegra* (30 мм). У водорослей рода *Nitella* (харовые) каждое звено, представляющее собой отдельную клетку, достигает в длину 15 см.

Клеточная оболочка и ее видоизменения

Твердая клеточная оболочка растительной клетки плотно прилегает к плазмалемме, она выполняет функцию опорной структуры, придавая тканям растений механическую прочность. Оболочку имеют все соматические клетки высших и большинство низших растений. Оболочки клеток низших растений развиты гораздо слабее, чем у высших, их генеративные клетки лишены твердых оболочек.

У высших растений клеточные оболочки, разделяющие материнскую клетку на две дочерние, возникают после деления зиготы, а также при последующих делениях клеток зародыша. В этом отношении своеобразием отличаются голосеменные растения, у которых после первого деления клеточная оболочка не возникает. Зооспоры и зоогаметы водорослей и низших грибов лишены оболочек.

Первичная оболочка. На различных этапах онтогенеза постоянно меняются структура, химический состав и свойства клеточных оболочек, формирующихся от слияния мелких мембранных пузырьков (вакуолей) в экваториальной плоскости клетки. Вновь образовавшаяся оболочка молодой клетки представляет собой тонкую (0,5—1 мкм) эластичную мембрану, способную легко растягиваться. Оболочка зрелых дифференцированных клеток состоит из трех слоев: средний из них — межклеточное вещество, так называемая *срединная пластинка*, а два других принадлежат каждый соответственно двум соседним клеткам, составляя их собственные первичные оболочки, склеенные прослойкой из межклеточного вещества. Описанное строение характерно для меристематических и интенсивно растущих клеток.

Вторичные оболочки возникают у клеток дифференцированных тканей в результате отложения на их поверхности различных веществ. Обычно они имеют довольно значительную толщину. Под вторичной оболочкой нередко можно обнаружить и третичную оболочку, очевидно, представляющую собой дегенерирующие слои собственно цитоплазмы (рис. 3).

Связь между цитоплазмами соприкасающихся клеток осуществляется с помощью *плазмодесменных канальцев*, проходящих по более тонким участкам первичной клеточной оболочки

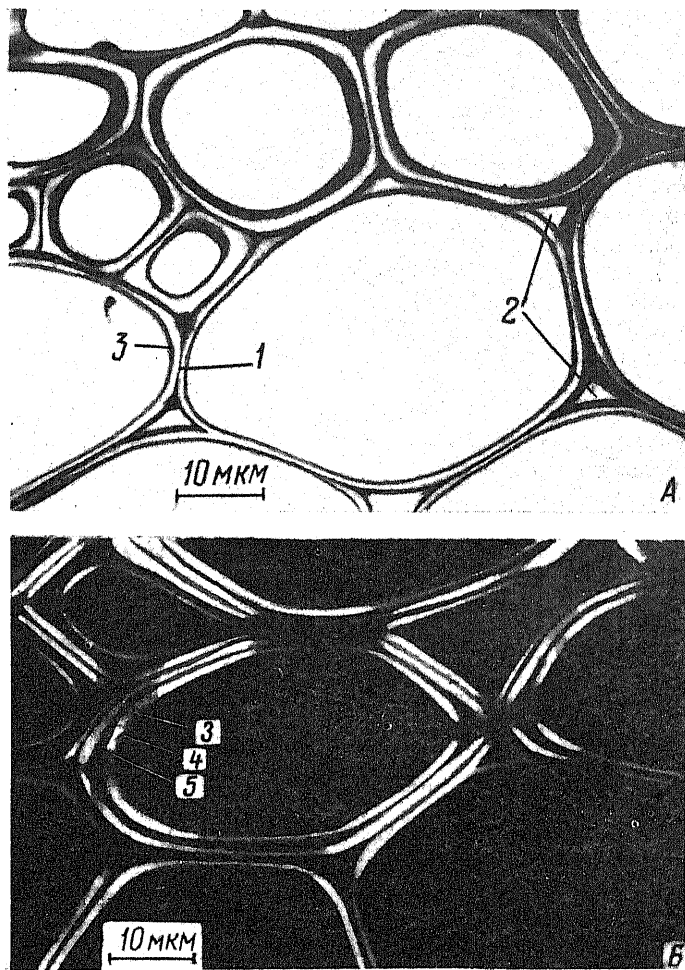


Рис. 3. Оболочка клеток камбия и клеток паренхимы корешка табака в обычном (А) и поляризованном свете (В). Все клетки имеют вторичные оболочки (в паренхимных клетках первичные и вторичные оболочки неразличимы, в клетках ксилемы первичная оболочка с наружным слоем вторичной оболочки): 1 — срединная пластинка, 2 — межклетники, выстланные межклеточным веществом, 3 — внутренний слой, 4 — средний (сильно поглощающий) слой, 5 — наружный слой вторичной оболочки. По Эсау.

и носящих название *поровых полей*. Как видно из рисунка, вторичная оболочка не является сплошной, а имеет поры, или *поровые каналы*, расположенные на различных участках порового поля. Естественно, что для связи между соприкасающимися клетками поры, или поровые каналы, всегда располагаются друг против друга. Сквозь них проходят цитоплазматиче-

ские тяжи — *плазмодесмы*, представляющие собой многочисленные тонкие нити цитоплазмы, они связывают между собой протопласты соседних клеток. У некоторых растительных объектов плазмодесмы хорошо различимы: например, у каменных клеток, обладающих мощными утолщениями клеточных стенок, в которых слоистость и поровые каналы отчетливо видны (рис. 4).

Впервые плазмодесмы описал в 1861 г. И. Н. Горожанкин. В то время их исследование затруднялось недостаточной разрешающей способностью светового микроскопа. Сейчас изучение плазмодесм ведут под электронным микроскопом (рис. 5). Оболочки живых растительных клеток хорошо окрашиваются феносафранином или янусом зеленым.

В состав оболочки растительной клетки входят вещества цитоплазмы — белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы типа целлюлозы, гемицеллюлоз и пектинов; компонентами клеточной оболочки могут быть лигнин, суберины и кутины.

В физиологическом отношении оболочка растущих клеток является активной частью протопласта и содержит ферменты, участвующие в поглощении, переносе и превращении веществ.

В межклеточном веществе целлюлоза не обнаружена, в первичной оболочке ее содержится лишь около 5%, в то время как во вторичной — до 80—90%.

Целлюлоза относится к полисахаридам (полиозам). Ее макромолекула образована из остатков α - и β -глюкоз, соединенных гликозидными связями в линейную цепочку, в которой каждая пара остатков, расположенных по отношению друг к другу под углом 180° , образует остаток дисаха-



Иван Николаевич Горожанкин (1848—1904).

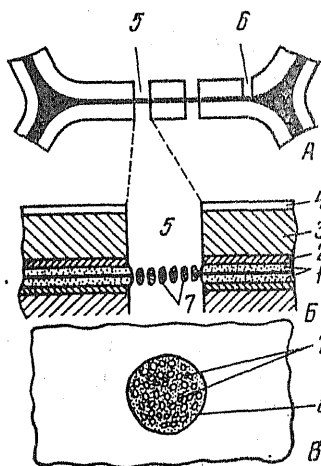


Рис. 4. Схема строения клеточной стенки

А — общий вид; Б — часть оболочки при большом увеличении; В — вид сверху: 1 — срединная пластинка, 2—4 — соответственно внешний, средний и внутренний слои вторичной оболочки, 5 — пора, 6 — слепая пора, 7 — плазмодесменные каналы, 8 — поровое поле. По Гуляеву.

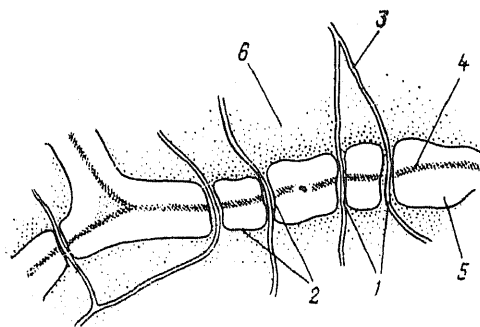


Рис. 5. Схематическое изображение плазмодесмы (участок оболочек трех смежных клеток при средних увеличениях электронного микроскопа):

1 — каналы плазмодесмы, в которых происходит слияние протоплазмы смежных клеток, 2 — плазмалемма, выстилающая и ограничивающая цитоплазму от оболочек, 3 — элементы эндоплазматической сети, продолжающиеся в плазмодесменных канальцах, 4 — срединная пластинка, 5 — первичная оболочка, 6 — гиалоплазма.

рида целлобиозы. Основную массу клеточных оболочек у многих низших растений составляют пектиновые вещества. Они содержатся также в межклеточном веществе и межмицеллярном пространстве клеточных стенок высших растений.

Пектин — (метильный эфир галактуроновой кислоты) и **протопектин** (пектиновая кислота) образуют линейные макромолекулы молекулярной массой более 100 000. Пектин растворим в воде. Образование пектина из протопектина ведет к разрушению межклеточ-

ного вещества и возникновению межклеточников.

Гемицеллюлозы — это обширная группа высокомолекулярных полисахаридов (галактаны, ксиланы, арабаны и ряд полиуронидов), легче поддающихся кислотному гидролизу, чем целлюлоза. Они выполняют функции запасных питательных веществ, содержатся во вторичных оболочках клеток многих семян (в кожуре и эндосперме). В процессе формирования клеточная оболочка растений нередко подвергается значительным изменениям, касающимся ее состава и структуры. Изменения химического состава клеточной оболочки в основном могут быть сведены к следующим процессам: одревеснению, кутинизации, ослизнению и минерализации.

Одревеснение клеточных оболочек происходит при пропитывании их лигнином, делающим стенки более прочными и менее эластичными. **Лигнин** относится к соединениям ароматического ряда — полифенолам. Это соединение подобно целлюлозе, но относительное содержание углерода в нем гораздо выше (61—65%), чем в клетчатке (44,5%). Лигнин образуется из гемицеллюлоз или пектиновых веществ, основным структурным компонентом его молекулы является оксигидроконицерилловый спирт. Характер и степень одревеснения клеточных оболочек могут быть различными, начиная от еле заметной инкрустации межмицеллярных промежутков до значительных отложений лигнина. Одревеснение начинается со срединной пластинки, где осуществляется активная лигнификация пектиновых соединений. При слабой лигнификации способность клетки к делению не утрачивается, более сильное одревеснение при-

водит к ее гибели. Лигнин, выделенный из растения, представляет собой аморфный, нерастворимый в воде и органических растворителях желтоватый порошок. Одревесневшие оболочки окрашиваются йодом и серной кислотой в желтый цвет.

Опробковение клеточных оболочек заключается в возникновении прослойки *суберина* между внешним и средним слоями вторичной оболочки или между срединной пластинкой и внутренней оболочкой. В состав суберина входят жирные кислоты и оксикислоты, а также эфиры их с глицерином или другими спиртами; из числа жирных кислот в них всегда имеется феллоновая кислота, а из жиров — глицериновые эфиры жирных кислот. Опробковевшие клетки непроницаемы для воды, растворимых в ней веществ и воздуха, они быстро отмирают и превращаются в защитный слой.

Кутинизация клеточных оболочек заключается в откладывании на наружной поверхности клеточной стенки особого вещества — *кутина*. Кутины подобно суберинам содержат различные высокомолекулярные жирные кислоты и их эфиры, но в отличие от них лишены феллоновой кислоты, а также эфиров глицерина и жирных кислот.

Кутинизированные клетки покровных тканей непроницаемы и защищают организм от излишней потери воды. Обычно кутина откладывается в виде пленки, называемой *кутикулой*, на наружной поверхности клеток эпидермиса листьев и стебля. Кутинизации подвергаются преимущественно оболочки клеток покровных и защитных тканей.

Ослизнение клеточных стенок, наблюдаемое у некоторых растений, вызывается превращением клетчатки или крахмала в более высокомолекулярные углеводы — *слизи*. Исследования слизи семенной кожуры льна показало, что в ней содержатся белки, галактуроновая кислота и ферменты ксилаза и галактаза.

Ослизнение можно наблюдать на эпидермисе многих покрытосеменных растений (семена льна, тыквы, арбуза, дыни, листья засухоустойчивых растений и т. п.). Это приспособительное явление способствует лучшему прорастанию семян и предохраняет растения от перегрева.

Минерализация клеточных стенок стеблей и листьев наблюдается у растений многих семейств — *Magnoliaceae*, *Scitiferae*, *Roaseae*, *Сурегасеae* и др. При этом происходит отложение солей в толще стенок, на их поверхности или в особых выростах оболочки. Кальций обычно откладывается в виде карбоната или оксалата, значительно реже стенки клеток бывают пропитаны его фосфатом или силикатом. Иногда в толще стенок откладываются соли магния. Кроме того, в них можно обнаружить всевозможные пигменты (антоциан, хлорофилл, ксантофилл, каротин, антофеин и др.), а также дубильные вещества. Темная окраска большинства семян обусловлена при-

сутствием в коже их особых веществ группы танинов, которые могут целиком или частично пропитывать клеточные оболочки покровных тканей растений. Наружные оболочки клеток высших грибов пропитаны хитином. Проникновение минеральных соединений в растительную клетку определяется не только свойствами ее оболочек, но и природой самих веществ.

Проницаемость живой клетки обуславливается не одним ее физиологическим состоянием (исключительной избирательностью и пластичностью), но и внешними условиями (концентрацией и соотношением веществ в окружающей среде, температурой и т. п.). Этот процесс никак нельзя отождествлять с простой диффузией молекул и ионов: поступление веществ в растительную клетку вызывается не только диффузией и осмосом, но и явлениями адсорбции и десорбции, сопровождаемыми электроосмотическими изменениями.

Проникновению многих веществ, несомненно, способствует пористая структура клеточных оболочек. Имеются данные о различной проницаемости клеточных стенок по отношению к кислотам, щелочам, солям и органическим соединениям. Как известно, в клетку легко проникает углекислый газ, что играет большую роль в процессе фотосинтеза. Установлено также, что неорганические кислоты поступают в нее медленнее, чем органические. Среди органических соединений (углеводы, аминокислоты, липиды) даже в пределах одной группы наблюдаются заметные различия в скорости поступления в клетку. Так, моносахариды проникают в клетку быстрее, чем дисахариды и полисахариды, что зависит от величины молекул названных соединений. Среди прочих органических соединений хорошей способностью к диффузии отличается мочеви́на.

Цитоплазма и клеточные органеллы

Основными элементами клетки являются цитоплазма и ядро. Цитоплазма представляет собой густую полужидкую массу. Ядро имеет более плотную консистенцию. Растительные клетки заключены в прочную клеточную оболочку. Все содержимое клетки, лишенное клеточной оболочки, называется *протопластом*. Помимо ядра, в цитоплазме клетки обнаруживаются и другие крупные органеллы, видимые под световым микроскопом — пластиды и митохондрии (рис. 6). Кроме того, в ней находятся также многочисленные субмикроскопические структуры, такие, как аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, рибосомы, микротрубочки и др. Все они погружены в *гиалоплазму*, служащую матриксом цитоплазмы.

Первые исследования ядра касались преимущественно его строения. Значение его в жизни клетки и связь между ним и цитоплазмой были установлены значительно позднее. Чтобы изучать функции ядра, его удаляли (*энуклеация*) из клетки

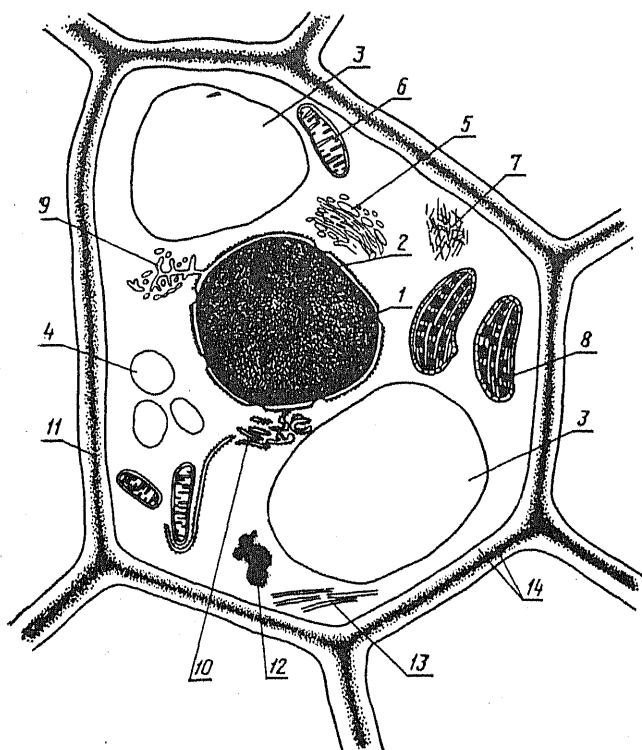


Рис. 6. Схематическое изображение обобщенной растительной клетки:

1 — ядро, 2 — ядрышко, 3 — крупные вакуоли, 4 — мелкие вакуоли, 5 — аппарат Гольджи, 6 — митохондрии, 7 — нити, 8 — хлоропласт, 9 — эндоплазматическая сеть (гладкая), 10 — эндоплазматическая сеть (гранулярная), 11 — срединная пластинка, 12 — капельки жира, 13 — микротрубочки, 14 — целлюлозные клеточные стенки. По Лёви и Сикевич.

микроиглой или микропипеткой, а также центрифугированием. Наглядной иллюстрацией, доказывающей роль ядра в формообразовательных процессах и передаче наследственности, являются опыты Геммерлинга (1953) по пересадке ядер, проведенные на двух видах одноклеточной водоросли ацетабулярии: *Acetabularia mediterranea* и *A. crenulata*. Эти крупные одноклеточные водоросли состоят из базального ризоида, содержащего ядро, стебелька и зонтика; форма последнего определяется видовыми особенностями растительного организма.

При пересадке базального ризоида одного вида на стебелек другого всегда развивается зонтик промежуточного типа, обладающий признаками обоих видов (рис. 7). Если на стебелек вида *A. crenulata*, лишенный ядра, пересадить ядро из ризоида вида *A. mediterranea*, то при удалении первого зонтика промежуточного типа формируется второй зонтик, типичный для вида *A. mediterranea*. Дальнейшие эксперименты с этой водорослью

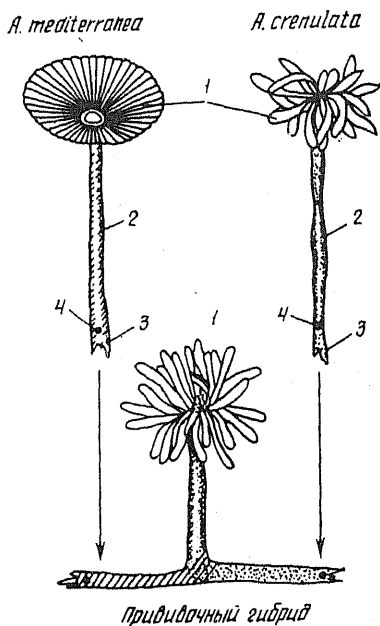


Рис. 7. Гибрид *Acetabularia*:

1 — зонтик, 2 — безъядерный отрезок стебелька, 3 — ризоид, 4 — ядро. Схема опыта Гоммерлинга, по Саджеру и Рейну.

дали интересные результаты. Деление ядра у *Acetabularia* обычно происходит в конце ее жизненного цикла, непосредственно перед наступлением процесса гаметообразования. Однако можно вызвать деление ядра и молодой клетки, перенося его в энуклеированную старую клетку, готовую приступить к гаметообразованию, что указывает на тесную взаимосвязь между ядром и цитоплазмой клетки.

Опыты по удалению ядра из клетки микроманипулятором или при дифференцированном центрифугировании показали, что ядро в клетке не-

обходимо для нормального функционирования цитоплазмы. Цитоплазма, лишенная ядра, вскоре утрачивает свою жизнеспособность. Положение ядра в клетке связано с характером деятельности клетки. Отмечены его перемещения в связи с утолщением оболочки в определенных местах, процессами регенерации. На этот факт впервые обратил внимание Габерланд в 1877 г.

В настоящее время полностью установлено, что ядро не только оказывает влияние на характер жизнедеятельности цитоплазмы, но и осуществляет контроль за синтезом белка в ней, поскольку скорость синтеза белков, нуклеиновых кислот и ферментов начинает снижаться вскоре после удаления ядра. Ядро, лишенное цитоплазмы, также теряет свою жизнеспособность, следовательно, оба компонента клетки, ядро и цитоплазма, образуют единое целое как обязательные элементы живой растительной клетки.

В цитоплазме клетки, помимо органелл, содержатся всевозможные включения (например, капельки жира, различные кристаллы, крахмальные зерна и др.), присутствие, форма и соотношение которых зависят от специализации клеток. Эти включения, принимающие участие в общем обмене веществ клеток, представляют собой запасные питательные вещества, продукты жизнедеятельности клетки. На рисунке 8 дано схематическое изображение растительной клетки, на котором видно небольшое ядро (1) с двумя ядрышками (2), подвешенное на цитоплазма-

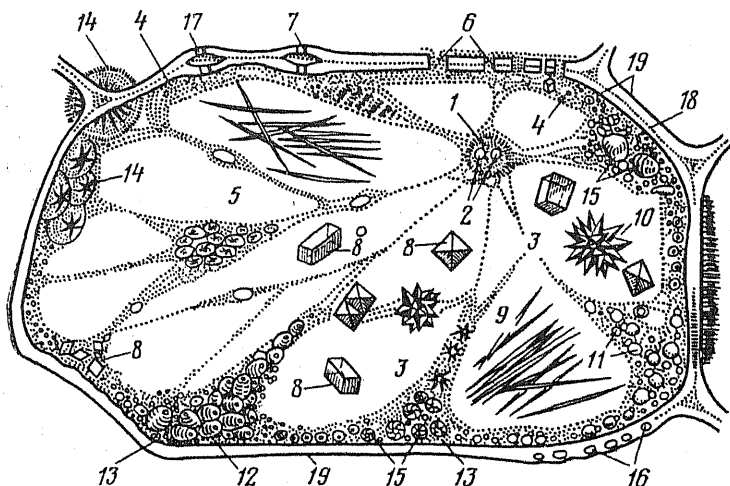


Рис. 8. Схема растительной клетки Описание в тексте. По Бейону.

тических тяжах (3) к постенной цитоплазме — плазмалемме (4); между этими тяжами видны крупные вакуоли (5); в верхней части клетки изображены простые (6) и окаймленные (7) поры; в вакуолях свободно располагаются простые кристаллы (8), рафиды (9) и друзы (10), а в цитоплазме — хлорофилловые (11), крахмальные (12) и алейроновые (13) зерна, кристаллы инулина (14), жировые включения (15). В клеточных оболочках отмечены межклетники (16), включения кремнезема (17) и срединная пластинка (18); снаружи располагается стенка клетки (19).

Цитоплазма

Строение. Цитоплазмой (протоплазмой) называется все содержимое клетки, за исключением ядра и оболочки. Термин «цитоплазма» был предложен в 1882 г. Э. Страсбургером. По своему значению он более точно указывает на то, что речь идет именно о плазме клетки, а не обо всем содержимом клетки — протопласте, или протоплазме в ее широком понимании. В молодой растительной клетке цитоплазма занимает большую часть ее объема. В эмбриональных клетках растений и животных цитоплазма отличается слабо развитой системой внутриклеточных мембран, почти полностью состоит из гиалоплазмы (основного матрикса) и рибосом. В процессе эволюции клетки возникли внутриклеточные мембраны, а также некоторые клеточные органеллы, например митохондрии, пластиды и центриоли, составляющие большую часть цитоплазмы (рис. 9).

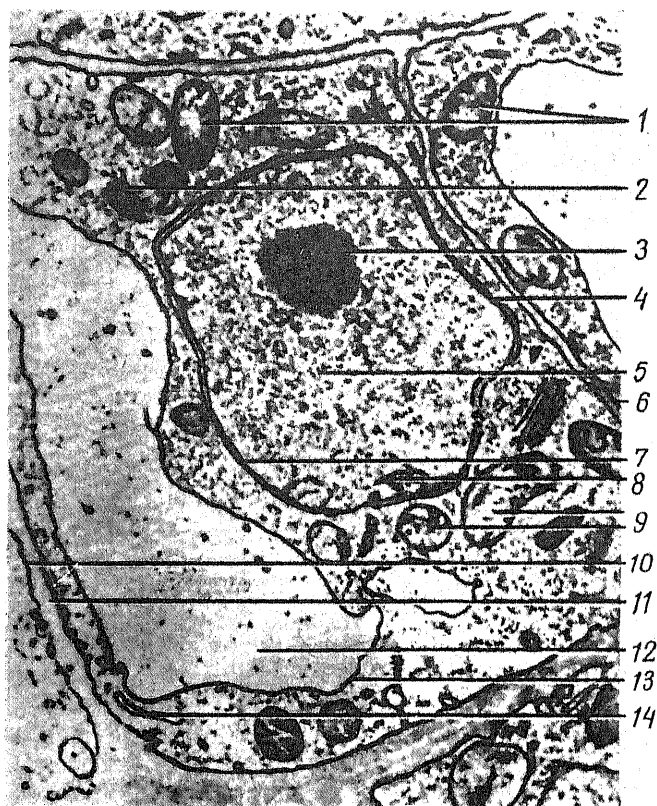


Рис. 9. Клетка корневого чехлика, $\times 21000$:

1 — митохондрия, 2 — аппарат Гольджи, 3 — ядрышко, 4 — пора ядерной оболочки, 5 — ядро, 6 — плазмодесма, 7 — ядерная оболочка, 8 — хроматин, 9 — пропластида, 10 — клеточная стенка, 11 — клеточная мембрана, 12 — вакуоль, 13 — вакуолярная мембрана, 14 — эндоплазматическая сеть. По Ледбеттеру.

Гиалоплазма (основная плазма, матрикс цитоплазмы) — основная внутренняя среда клетки, она занимает все пространство между мембранами эндоплазматической сети, органеллами, всевозможными включениями и другими структурами. Гиалоплазма (от греч. *hyalos* — стекло) под электронным микроскопом имеет вид гомогенной или мелкозернистой массы с низкой электронной плотностью. В ней во взвешенном состоянии находятся рибосомы, микротельца, микротрубочки и различные продукты метаболизма.

Гиалоплазма характеризуется особыми структурными и функциональными свойствами, которые прежде приписывались цитоплазме. Функции гиалоплазмы чрезвычайно многообразны, поскольку с ней связаны коллоидные свойства живой клетки, движение цитоплазмы, возникновение веретена при делении

клетки, а также явления роста, морфогенеза, передачи раздражения, цитоплазматическая наследственность и т. п.

Физико-химические свойства гиалоплазмы обусловлены ее коллоидным характером. Они определяются наличием в ней множества частиц, в совокупности образующих огромную поверхность взаимодействия со средой, что обеспечивает прохождение разнообразных физико-химических процессов. Благодаря силе поверхностного натяжения, возникающей на микроскопическом комочке гиалоплазмы, осуществляется процесс адсорбции — концентрации одного вещества на поверхности другого. В зависимости от увеличения, даваемого микроскопом, гиалоплазма представляется гомогенной или зернистой, гранулированной. Размер гранул близок к размеру макромолекул.

Вязкость гиалоплазмы, измеряемая сантипуазами, может существенно изменяться под действием внешних или внутренних факторов (за единицу измерения принята вязкость воды при температуре 20°C). Вязкость цитоплазмы растительной клетки достигает 3—4 сП. В частности, она зависит от температуры и концентрации: гипотонические растворы вызывают ее понижение, гипертонические — повышение. В процессе митотического деления клетки и при амебoidalном движении вязкость ее непрерывно возрастает.

Гиалоплазма — наименее плотная часть клетки, в то время как мембранные системы имеют более плотную структуру. Для гиалоплазмы характерен переход от золя к гелю, т. е. будучи вязкой, она легко разжижается, а затем снова затвердевает, причем состояния эти обратимы: золь \rightleftharpoons гель. Так, при прорастании семян затвердевшая гиалоплазма их набухает и разжижается.

Плотность гиалоплазмы колеблется в пределах от 1,025 до 1,055. Химический состав ее крайне сложен и представлен органическими и неорганическими веществами. Основные органические вещества — это белки, углеводы, рибонуклеиновые кислоты и жироподобные вещества (липиды). Из простых белков (протеинов) в гиалоплазме содержатся гистоны, протамины, альбумины и глобулины, а из протеидов — липопротеиды, глюкoпротеиды и нуклеопротеиды. Большая часть белков относится к глобулярным, меньшая — к фибриллярным структурам. Белки глобулярной формы, способные превращаться в фибриллярные, называются структурными.

Для исследования ультраструктуры клетки используют метод, основанный на гомогенизации ткани или разрушении клеточных стенок и последующем разделении субклеточных структур (фракционирование). После фракционирования клеток и последующего выделения ядра, митохондрий и микросом остается растворимая фракция (надосадоk), состоящая из растворимых белков и ферментов гиалоплазмы. В ней основными являются ферменты, принимающие участие в процессах гликолиза

и активизации аминокислот при синтезе белка. К этой же фракции относятся ферменты, катализирующие многие реакции, нуждающиеся в энергии АТФ, а также растворимая, транспортная, РНК (тРНК).

Из неорганических веществ в гиалоплазме обычно содержится большое количество воды (80—85%), играющей важную роль в жизнедеятельности клетки. Вода гиалоплазмы может находиться в свободном состоянии (в виде растворителя) и быть связанной водородными связями с полярными группами белковых молекул. Другие неорганические вещества гиалоплазмы содержатся в виде солей или в соединении с белками, аминокислотами, углеводами и липидами. Наибольшее значение в построении гиалоплазмы имеют элементы — кальций, фосфор, калий и сера.

Кроме широко распространенных элементов (С, О, Н, N, К, Са, Mg, Р, S, Fe, Na, Cl), в клетках некоторых организмов встречаются Li, Ва, Cu, Zn, Si, F, Сг, Вг, J, Ag. Несмотря на то что многие из них содержатся в очень небольших количествах, они необходимы для правильного функционирования клетки. Этим объясняется значение микроэлементов в жизнедеятельности организмов.

Плазмалемма. Периферическая структура, ограничивающая снаружи протопласт от окружающей его внешней среды, носит название *плазмалеммы* (от греч. *lemma* — оболочка), или плазматической мембраны. Это одна из самых мощных клеточных мембран, в поперечном сечении она достигает 10 нм.

В химическом отношении плазмалемма представляет собой *липопротеиновый* комплекс (2 наружных слоя белка и 2 внутренних — жиры). Ее компонентами являются липиды (40%), белки (60%) и углеводы (2—10%).

Под световым микроскопом плазмалемму обнаружить не удается. Существующие гипотезы строения и модели плазмалеммы не передают всей сложности ее структуры. Мембраны тилакоидов — производных плазмалеммы — изучены несколько лучше. Поскольку принцип построения у них единый, описание строения мембраны будет сделано на примере мембраны тилакоида.

Успешное изучение мембран стало возможным лишь с применением метода замораживания — скалывания. При этом обнаружилось, что распределение белковых частиц обуславливает внутреннюю структуру мембран, которая от скалывания замороженного при -100°C препарата хлоропластов расщепляется вдоль срединного неполярного слоя липидов. В результате такого расщепления видно два слоя, являющихся как бы зеркальным отражением один другого. На рисунке 10 представлено три типа поверхности: наружная, внутренняя и поверхность расщепления, возникающая путем сублимации льда сверху и снизу мембраны. Изображена локализация белковых частиц в мемб-

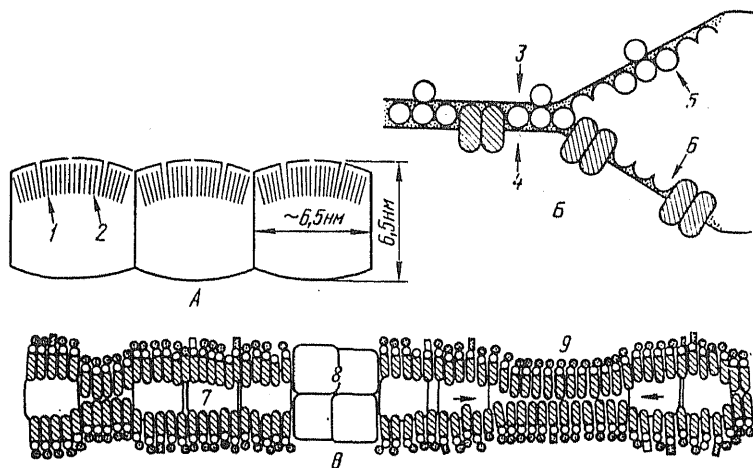


Рис. 10. Глобулярные структуры биомембран:

1 — липиды, 2 — хлорофилл, 3 — наружная поверхность, 4 — внутренняя поверхность, 5, 6 — соответственно наружная и внутренняя поверхности скола, 7 — белок, 8 — белковый комплекс, 9 — двойной слой липидов; А — по Фрей-Висслингу; Б — по Мюлеталеру; В — по Конпу.

ране тилакоидов, причем на поверхности мембраны помещаются только отдельные глобулярные молекулы, а их большая часть расположена в толще мембраны. Обнаружено, что при расщеплении мембраны частицы меньшего размера оказываются связанными с наружным слоем, а более крупные внедрены во внутренний слой и возвышаются над ним. Наличие белковых молекул внутри мембраны предохраняет ее от сморщивания после экстракции липидов. Подобную структуру можно наблюдать у мембран вакуолей (тонопластов) дрожжевой клетки. При методе замораживания — травления обнаруживается сравнительно гладкая поверхность, в то время как на сколах мембран выделяются глобулярные частицы. На участках, лишенных белковых частиц, внутренние поверхности расщепленной мембраны также кажутся гладкими. Приведенные факты говорят о том, что центральный слой цитоплазматической мембраны, по-видимому, состоит из белков. Что касается полярных липидов, то в плазмалемме с помощью рентгеноструктурного метода были обнаружены их бимолекулярные (двойные) слои.

Полупроницаемость плазмалеммы обуславливает явление плазмолиза в живых клетках растений и животных. В живой клетке, снабжаемой энергией, плазмалемма выполняет барьерную функцию, не допуская прохождения молекул крупнее молекулы воды. Через плазмалемму мертвых клеток беспрепятственно диффундируют любые молекулы, вследствие чего явление плазмолиза можно наблюдать только на живом материале. Поскольку свойство полупроницаемости никогда не бывает

абсолютным, некоторые молекулы все же постепенно проникают через плазмалемму, вызывая деплазмоллиз плазмолизированных клеток.

После деления происходит увеличение объема дочерних клеток, сопровождающееся увеличением площади плазматической мембраны, что особенно легко наблюдать в период цветения при росте тычиночных нитей у злаков. В течение 1 ч поверхность быстро растущих тычиночных нитей может увеличиться в 65 раз. Этот процесс, называемый *интуссусцепцией*, при быстром росте плазмалеммы происходит не из-за внедрения новых молекул, а в результате присоединения к ним уже сформированных участков мембран. Также при регенерации плазмалеммы происходит быстрое слияние мембран пузырьков, по-видимому, являющихся пузырьками аппарата Гольджи. На рисунке 56 изображен процесс регенерации плазмалеммы — с момента ее дегенерации до образования новой плазматической мембраны. Эти данные были получены с помощью микрохирургических методов. При этом голые протопласты разрезают на куски и на вновь образованных поверхностных участках формируется пленка, созданная поверхностным натяжением, на которой и возникает новая плазмалемма.

Функции плазмалеммы весьма разнообразны, поскольку они определяются процессами, происходящими как снаружи, так и внутри клетки. Все вещества, поступающие в клетку и удаляемые из нее, должны пройти через цитоплазматическую мембрану. Через нее идет *пассивный транспорт* воды, ионов, низкомолекулярных веществ, а также *активный перенос* этих соединений и многое другое. Поглощение ионов и микромолекул (сахаров, аминокислот) осуществляется в тех случаях, когда их концентрация внутри клетки ниже, чем снаружи. Ультраструктурные частицы и макромолекулы (белки, рибонуклеаза) попадают в клетку путем *эндоцитоза* — процесса, заключающегося в образовании впячиваний плазмалеммы, которые, отшнуровываясь от поверхности клетки, образуют связанные с плазмалеммой пузырьки, проникающие затем в глубь цитоплазмы.

Плазмалемма осуществляет также удаление из клетки продуктов, образовавшихся в ней в ходе жизнедеятельности, участвует в процессах расщепления биополимеров, деления клетки и т. п. Все типы выделения, как, например, удаление ассимилятов (секреция), диссимилятов (экскреция) и поглощенных веществ, не используемых в метаболизме (рекреция), осуществляются путем *экзоцитоза*. После того как в процессе экзоцитоза содержимое пузырьков аппарата Гольджи удаляется, происходит слияние их мембран с плазмалеммой, что указывает на идентичность этих мембран.

Плазмалемма участвует в формировании клеточной оболочки, предохраняющей протопласт и служащей опорой растительной клетки. В состав оболочки входят аморфный пластический

гелеобразный матрикс и опорная фибриллярная система, в совокупности обеспечивающие ее прочность и эластичность. Вещества матрикса образуются аппаратом Гольджи. У животных клеточная оболочка выражена значительно слабее, чем у растений. Она способна поглощать твердые частицы различной величины и капельки жидкости. Благодаря этому явлению, получившему название *пиноцитоза*, животные клетки снабжаются не только водой, но и растворимыми веществами. В простых случаях пиноцитоз осуществляется за счет выпячивания плазмалеммы и захвата капелек жидкости этими плазматическими выростами. У растений подобное явление впервые наблюдал Бюва в 1957 г. Оно начинается с выпячивания (*инвагинации*) поверхности мембраны с последующим отшнуровыванием этих выпячиваний внутрь клетки и образованием пиноцитозной вакуоли. По-видимому, пиноцитоз — это способ поглощения макромолекулярных веществ, для которых обычные способы мембранного переноса затруднены. Термин «эндоцитоз» стали применять вместо термина «пиноцитоз» (от греч. *pinape* — пить) после того, как выяснилось, что не только вода, но и растворы, а также твердые вещества способны проникать в клетку в результате возникновения выпячивания плазмалеммы.

Движение цитоплазмы. Внутреннее движение цитоплазмы, не влияющее на внешние очертания клетки, называется *циклозом*. Такое перемещение (перемешивание) цитоплазмы свойственно всем живым клеткам растений и животных. У клеток амёб оно осуществляется с помощью особых выступов — псевдоподий (амёбондное движение), а также при помощи тонких и упругих плазматических жгутиков. Типичным примером движения голых протопластов является передвижение слизевиков (*Mucorales*) на некоторых этапах онтогенеза (рис. 11). В тех случаях, когда перемещение цитоплазмы приводит в движение всю клетку, она перемещается по типу амёбондного движения.

У водорослей и бактерий движение может осуществляться также с помощью специальных дифференцированных выростов — ресничек и жгутиков, непосредственно связанных с цитоплазмой, а иногда и с ядром. Жгутиками снабжены многие бактерии, зооспоры (клетки бесполого размножения), некоторые водоросли и низшие грибы, а также гаметы (генеративные клетки) различных растений. Сперматозоиды хвощей, папоротников и саговников передвигаются с помощью многочисленных жгутиков. Движение цитоплазмы в клетках может быть первичным и вторичным.

Первичное движение наблюдается в пыльцевых трубках, а также в корневых волосках покрытосеменных растений в нормальных условиях их существования. Среди низших растений первичное движение цитоплазмы свойственно клеткам харовых и некоторых других водорослей.

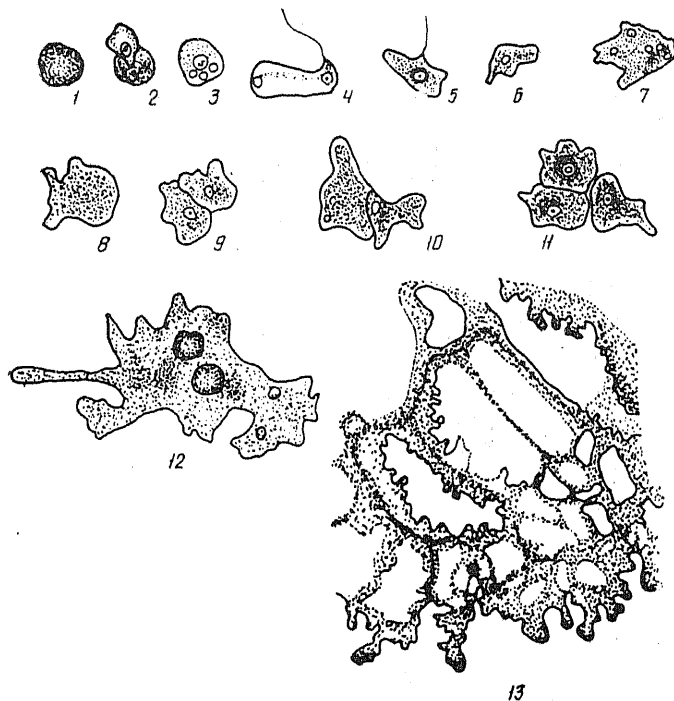


Рис. 11. Прорастание спор и образование плазмодия у слизевика:

1 — покоящаяся спора, 2 — из лопнувшей ее оболочки выходит протопласт, 3 — протопласт, освобождающийся от лопнувшей оболочки споры, 4, 5 — фазы зооспоры, 6—8 — фазы одиночной миксамебы, 9, 10 — копуляция миксоплазмодия, 11, 12 — начальные этапы образования плазмодия, 13 — часть плазмодия ползущего слизевика (почти в натуральную величину).

Вторичное движение цитоплазмы вызывается возбуждением клетки при резком изменении температуры, степени освещения, на срезах и при ранении органов растений. Однако следует отметить, что вся масса цитоплазмы движется одновременно, в то время как более плотный слой ее, примыкающий к оболочке, обычно находится в относительном покое. Внутренняя часть подобных клеток заполнена вакуолью с клеточным соком. При наблюдении под микроскопом за движением цитоплазмы в крупной клетке ризоида водоросли *Nitella* было обнаружено, что тонкий слой пристенной цитоплазмы состоит из геля и расположенной за ним более жидкой части цитоплазмы, которая, перемещаясь в одном направлении, совершает непрерывное круговое движение со скоростью 20 мкм в секунду. Внутренняя часть клетки ризоида заполнена вакуолью. Существует несколько гипотез о факторах, управляющих движением цитоплазмы, среди которых наиболее популярными являются

гипотезы Аллена, Голдэйкра и Камия. По их единому мнению, внутренняя плазма клетки (эндоплазма) движется пассивно под влиянием силы, действующей извне. Расхождения у ученых возникают лишь по поводу механизма действия, возможно, имеющего молекулярную природу. По монографии Камия (1961), существуют следующие типы движения цитоплазмы растительной клетки.

Колебательное движение, при котором мелкие частицы внутреннего слоя цитоплазмы плавно движутся в одном направлении,— это тип наиболее примитивного движения, из которого возникли более упорядоченные движения цитоплазмы. Встречается в клетках водорослей класса сеплянок (*Conjugatae*) и др.

Циркулярное, или струйчатое, движение характерно для клеток, в которых цитоплазма расположена постенно или в виде протоплазматических тяжей, пересекающих центральную вакуоль. При таком расположении цитоплазма движется тонкими струйками по различным, временами меняющимся направлениям, а центральные тяжи цитоплазмы изменяют свое положение, форму и ширину. Этот тип движения характерен для представителей покрытосеменных растений. Наблюдается в крупных волосках тычиночных нитей традесканции (*Tradescantia*), жгучих волосках крапивы (*Urtica dioica*), в волосках молодых побегов тыквы (*Cucurbita pepo*), камнеломки (*Saxifraga granulata*) и др.

Ротационное движение, при котором цитоплазма расположена только на периферии клетки и движется наподобие приводного ремня, свойственно цитоплазме клеток листьев водных растений, например, элодеи (*Elodea*), валлиснерии (*Vallisneria*), а также корневых волосков и пыльцевых трубок многих покрытосеменных растений.

Фонтанирующее движение является промежуточным между циркулярным и ротационным типами движения. Встречается в цитоплазме клеток корневых волосков плавающих растений: у водокраса (*Hydrocharis morsusraeanae*), трианеи (*Trianea bogatensis*) и др.

Описанные типы движения протоплазмы далеко не исчерпывают всего их разнообразия. Существует глубокая взаимосвязь между движением цитоплазмы и всевозможными внутриклеточными процессами, как, например, аэрация клетки, транспортировка пищевых веществ, деление клеток, их рост, заживление ран и т. п., а следовательно, и другие типы движения.

Органеллы цитоплазмы

Эндоплазматическая сеть. Эндоплазматической сетью, или эндоплазматическим ретикулумом, называется разветвленная система субмикроскопических канальцев, трубочек, округлых или

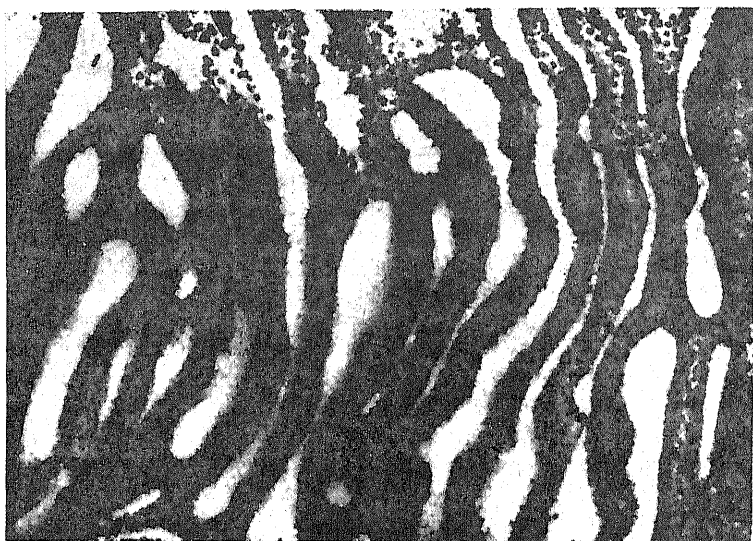


Рис 12. Эндоплазматическая сеть. По Молишу.

овальных пузырьков и сплюснутых мешочков, ограниченных тончайшими мембранами. Сложность изучения эндоплазматической сети обусловлена наличием в ней разнородных компонентов — гиалоплазмы, рибосом, а также многочисленных мембранных структур самой различной величины и формы.

С применением электронной микроскопии эта мембранная система была впервые обнаружена в 1945 г. К. Портером с сотрудниками при изучении фибробласта цыпленка. Она встречается практически во всех клетках эукариотического типа как растений, так и животных (рис. 12).

Использование ультраструктурных срезов и специальных методов фиксации позволило установить, что эндоплазматическая сеть представляет собой полости, окруженные мембранами. Компоненты эндоплазматической сети заключены в элементарную пленку, которая во много раз тоньше плазмалеммы и зрелых мембран аппарата Гольджи. При гомогенизации клетки они, округляясь, превращаются в мельчайшие шарики, так называемые *микросомы*. Анализ этих образований показал, что их мембраны на $\frac{2}{3}$ состоят из белка и на $\frac{1}{3}$ из липидов (Фрей-Висслинг, 1976).

Эндоплазматическая сеть заполнена бесцветной электронно-прозрачной жидкостью, коэффициент преломления которой очень близок к коэффициенту преломления гиалоплазмы. Жидкое содержимое, заключенное в компонентах эндоплазматической сети, включает соли и растворимые белки. С помощью электронной микроскопии была выявлена сложная система внутриклеточных трехмерных мембран цитоплазмы. Было обнаружено, что

канальцы или складки имеют особые расширения — цистерны, которые со временем обособляются в более крупные пузырьки, сливающиеся затем в вакуоли (рис. 13).

Доказательством несовместимости плазмалеммы с мембранами эндоплазматической сети служит структура плазмодесмы, соединяющей прилегающие клетки через разделяющую их первичную оболочку (рис. 14), на поперечном сечении которой видны две concentric мембраны: наружная, представляющая собой плазмалемму, и внутренняя — мембрана эндоплазматической сети, обеспечивающая непрерывность этой системы мембран по обе стороны клеточной оболочки. В период дифференцировки между прилегающими клетками по каналам плазмодесм происходит обмен энхилемой — разбавленным раствором водо-

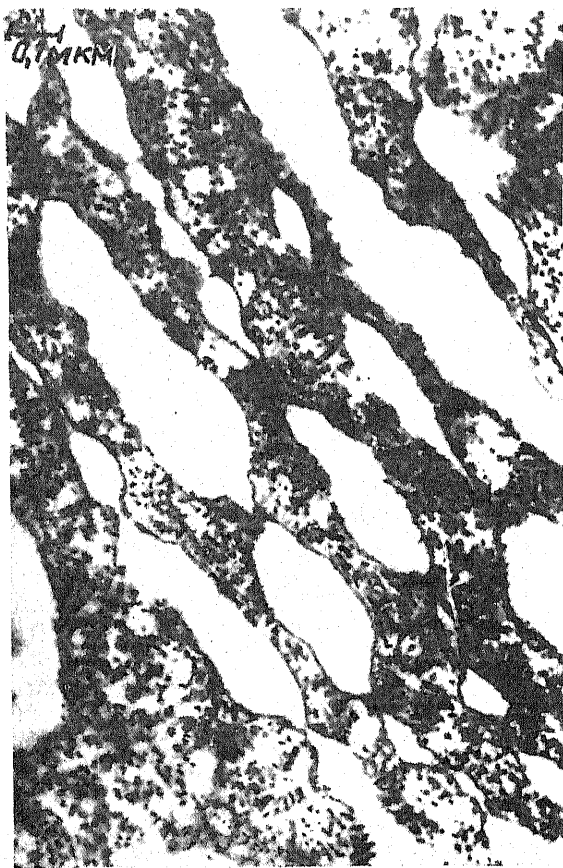


Рис. 13. Вакуоль, образованная из цистерн эндоплазматической сети. По Бюне.

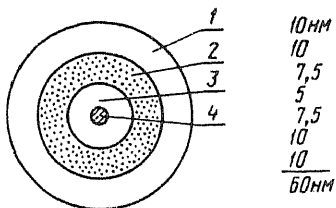


Рис. 14. Поперечное сечение плазмодесмы:

1 — плазмалемма, 2 — плазма, 3 — эндоплазматическая сеть, 4 — канал. По Фрей-Висслингу.

растворимых белков, нуклеотидов и солей. У полностью сформированных клеток каналы закрываются, сохраняя лишь мостик из гиалоплазмы между мембранами эндоплазматической сети и плазмалеммой. В противоположность экзоцитозу, осуществляющемуся с помощью пузырьков аппарата Гольджи, пузырьки эндоплазматической сети во время этого процесса не лишаются своей мембраны, которая не сливается с плазмалеммой, а исче-

зает лишь после того, как пузырек выйдет за пределы протопласта. Тем не менее, несмотря на столь явную несовместимость этих двух типов мембран, они между собой все же взаимосвязаны.

Различают два типа эндоплазматической сети: *гранулярный (шероховатый)* и *агранулярный (гладкий)*.

Мембрана гранулярной эндоплазматической сети со стороны цитоплазмы густо покрыта гранулами — рибосомами. Этот тип эндоплазматического ретикулума может быть представлен в виде разрозненных мембран либо в виде их скоплений — эргастоплазмы. Последние особенно часто встречаются в клетках, активно синтезирующих секреторные белки. Однако роль гранулярной эндоплазматической сети не ограничивается лишь участием в синтезе белков на рибосомах ее мембран, с ней связан и процесс обособления и удаления синтезированных белков, т. е. изоляция их от основных функционирующих белков клетки. Эта последняя функция эндоплазматической сети гранулярного типа объясняет ее связь со многими процессами, приводящими к выделению подобных белков с помощью вакуолей аппарата Гольджи.

На мембранах эндоплазматической сети гладкого — агранулярного типа нет рибосом. Существует непрерывность перехода между гранулярным и агранулярным эндоплазматическими ретикулами. Тем не менее эти два типа эндоплазматической сети резко отличаются между собой в функциональном отношении. Так, отсутствие рибосом на агранулярном типе убедительно указывает на его непричастность к синтезу белка. Существует предположение о том, что деятельность агранулярной эндоплазматической сети связана с метаболизмом липидов и внутриклеточных полисахаридов.

Эндоплазматическая сеть агранулярного типа обнаружена в клетках высших растений, принимающих участие в синтезе и транспорте терпенов, стероидов и липидов. Отдельные элементы этого типа эндоплазматической сети обычно встречаются по периферии клеток вблизи клеточной стенки.



Рис. 15. Аппарат Гольджи. Электронная микрофотография клетки элодеи. По Де Робертису и др.

В отдельные периоды онтогенеза эндоплазматическая сеть клетки заметно разрастается, занимая при этом большую часть клеточного объема; временами на ее месте появляются гранулы, жировые капельки и даже белковые кристаллы. Подобные явления наблюдаются не только в клетках различных типов тканей, но и в процессе физиологических изменений каждой клетки. Следовательно, функции эндоплазматической сети весьма многообразны; в ней осуществляется транспортировка веществ из одной части клетки в другую и даже за ее пределы. Мембранным системам эндоплазматической сети отведена немаловажная роль в процессе клеточного обмена. Очевидно, она представляет собой особое приспособление эукариотической клетки, выполняющее функции, дополняющие свободную диффузию, транспор-

тировку и даже разделение и изменение концентрации различных ионов. Можно полагать, что компоненты эндоплазматической сети не только передаются от клетки к клетке при делении, но также заново возникают из других структур.

Аппарат Гольджи. Аппаратом Гольджи (комплекс Гольджи) называется органелла клетки, представляющая собой постоянную и высокодифференцированную часть цитоплазмы. Это сетчатое образование было впервые выделено в 1896 г. Г. Гольджи в животных клетках методом связывания тяжелых металлов с клеточными структурами. В растительных клетках аппарат Гольджи был обнаружен с помощью электронного микроскопа Бюва и Портером лишь в 1957 г. В настоящее время установлено, что аппарат Гольджи существует во всех эукариотических клетках растений и животных (рис. 15).

В клетках растений, как и в клетках простейших и некоторых беспозвоночных животных, аппарат Гольджи представлен в виде диффузной системы. В этом случае он равномерно рассеян в гиалоплазме наподобие плоских цистерн и систем сферических пузырьков различной величины, расположенных по краям этих цистерн. Эти гранулярные компоненты комплекса Гольджи получили название *диктиосом* (от греч. dictyon — сетка и soma — тело) (рис. 16).

Структура аппарата Гольджи состоит из трех компонентов: системы утолщенных цистерн, замкнутых гладкими мембранами; мелких, но довольно плотных пузырьков, обычно располагающихся на концах цистерн, и более крупных вакуолей, ограниченных такими же мембранами, как и цистерны. В средней части

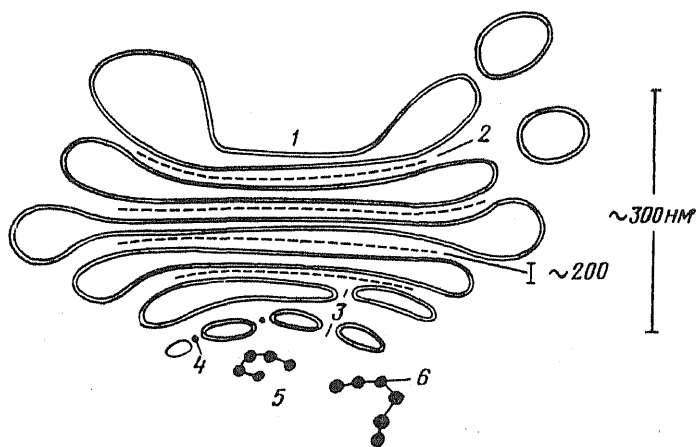


Рис. 16. Схематическое изображение диктиосом аппарата Гольджи: 1 — дистальный, или секретирующий, полюс, 2 — слой основной плазмы, 3 — поры, 4 — гранулы (нуклеопротенды), 5 — проксимальный, или формирующий, полюс, 6 — рибосомы. По Ледбеттеру, Портеру и др.

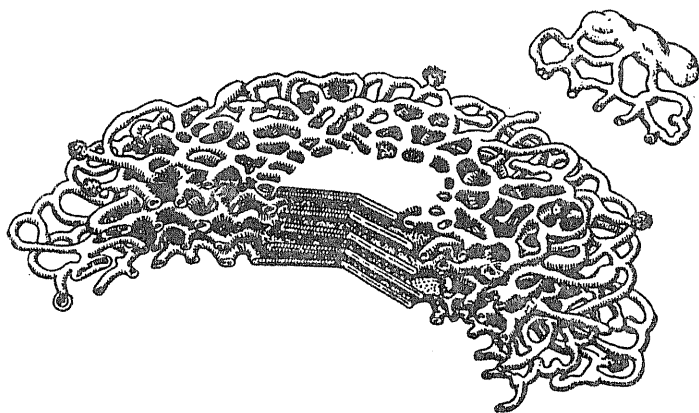


Рис. 17. Трехмерная модель ультраструктуры комплекса Гольджи. По Молленхауэру.

утолщенных цистерн, снаружи их или между ними, расположены вакуоли. Обычно прилегающие друг к другу цистерны лежат концентрическими рядами, окаймляя цитоплазму, заполненную крупными пузырьками.

В зоне диктиосомы принято различать *проксимальный* и *дистальный* участки; в проксимальном, или формирующем, участке возникают новые цистерны, в то время как в дистальном, или секретирующем, осуществляется фрагментация цистерн с образованием пузырьков (рис. 17). К тому времени, когда образование мелких пузырьков распространяется по всей цистерне, она, набухая, формирует крупную полость, окруженную мембраной. После удаления этого крупного новообразования из диктиосомы его заменяет новая цистерна, т. е. наблюдается постоянное перемещение цистерн от формирующего участка к секретирующему.

На рисунке 18 изображен аппарат Гольджи в клетке гифы гриба в период возникновения цистерн и их дальнейшего преобразования на дистальном участке. Перенос материала от компонентов эндоплазматической сети к диктиосомам осуществляется путем образования пузырьков и их слияния в цистерны на проксимальном участке диктиосомы (*I*). По мере перемещения по участку содержащее цистерн и толщина их мембран изменяются (*II*). На дистальном участке цистерны образуются секреторные пузырьки — диктиосомы (*III*), которые затем движутся к кончику гифы (*IV*), при этом часть их увеличивается в размерах или соединяется с другими пузырьками. Наконец, пузырьки сливаются с плазмалеммой кончика гифы (*V*), а их содержимое выходит в матрикс клеточной оболочки.

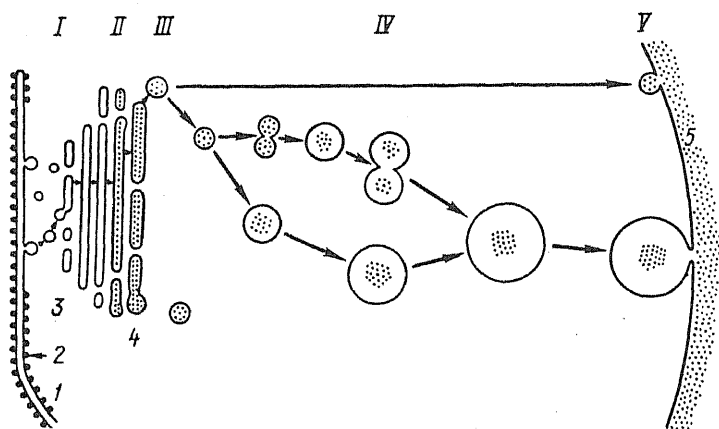


Рис. 18. Функционирование аппарата Гольджи, приводящее к росту растяжением кончика гифы гриба:

1 — эндоплазматическая сеть, 2 — рибосомы, 3 — диктиосомы, 4 — изменение содержания цистерн и их мембран по мере перемещения к дистальному полюсу, 5 — плазмалемма кончика гифы.

Исследованиями установлено, что разные компоненты аппарата Гольджи связаны между собой и могут возникать друг из друга. Так, пузырьки образуются путем отшнуровывания от концов утолщенных мембран, а вакуоли возникают при расширении цистерн. Среди этого комплекса, отличающегося большим полиморфизмом, наиболее постоянны цистерны, поскольку, очевидно, мелкие пузырьки и вакуоли являются только их видоизменением. Несмотря на то что расположение аппарата Гольджи в клетке более или менее постоянно, локализация, величина и развитие его элементов изменяются в зависимости от типа клетки и ее физиологического состояния. По некоторым наблюдениям, аппарат Гольджи более всего развит в зрелой, активно функционирующей клетке, при ее старении он постепенно атрофируется, а затем исчезает.

Многочисленны и разнообразны функции, выполняемые аппаратом Гольджи. Исследования клетки с помощью электронного микроскопа подтвердили участие аппарата Гольджи в секреторных процессах клетки. С его участием осуществляются также регуляция содержания воды в клетке, накопление углеводов, выделение слизей и твердых веществ, транслокация и др.

Кроме выделения, накопления и транспорта веществ и удаления секреторных продуктов, в зоне аппарата Гольджи могут осуществляться многие метаболические процессы. Так, под действием аппарата Гольджи могут происходить модификация различных белков, фосфорилирование, ацилирование аминокислот. В растительных клетках удалось проследить участие аппарата Гольджи в образовании срединной пластинки и росте клеточных

стенок. Отсюда становится понятным, что аппарат Гольджи не только участвует в доставке материала и построении матрикса новой клеточной стенки, но и в увеличении ее поверхности с помощью растяжения и апикального роста. В этом отношении весьма показательны данные, полученные Молленхаузером и другими исследователями (1961—1963). При изучении клеток корневого чехлика кукурузы ими были обнаружены многочисленные диктиосомы, от которых отпочковывались вакуоли, постепенно продвигающиеся к периферии клеток, где они создавали большие скопления, примыкающие к клеточным стенкам. В вакуолях аппарата Гольджи было найдено плотное вещество, идущее на построение клеточной стенки, возникающей при делении.

Рибосомы. Рибосомами называют сферические электронно-плотные гранулы, состоящие из белка и рибонуклеиновой кислоты. Название рибосома произведено от начала слова «рибонуклеиновая кислота» и греч. *soma* — тело.

Рибосомы впервые были описаны Дж. Паладе (гранулы Паладе) в 1953 г., доказавшим, что они представляют собой рибонуклеопротеиды. Исследования ультратонких срезов клеток под электронным микроскопом позволили более точно определить их форму и размеры. Функцией их является синтез белка. По размерам и молекулярной массе все изученные до сих пор рибосомы могут быть подразделены на две группы. К первой относят наиболее мелкие рибосомы, обнаруженные у бактерий и синезеленых водорослей, ко второй — несколько более крупные рибосомы клеток животных, высших растений, грибов и водорослей. Большая величина рибосом второй группы, по-видимому, связана с большим содержанием в них РНК и белка.

Уникальная структурная черта всех рибосом заключается в том, что они построены из двух неравных *субчастиц*, или *субъединиц*. Для характеристики рибосом и их субъединиц используют их свойство, как и всяких частиц и молекул, осаждаться с постоянной скоростью в определенном буферном растворе под действием центробежной силы, возникающей при центрифугировании. Седиментационные свойства рибосом характеризуются *коэффициентом*, или константой, *седиментации*, выраженным в единицах седиментации Сверберга (S). С помощью центрифугирования удалось установить, что константа седиментации рибосом варьирует от 70 до 80S. Рибосомы бактерий и синезеленых водорослей при молекулярной массе $(2,8...3) \cdot 10^6$ имеют коэффициент седиментации около 70S, а рибосомы животных, высших растений и водорослей при молекулярной массе $(4...5) \cdot 10^6$ — около 80S.

Рибосома с константой седиментации 70S делится на субъединицы 50 и 30S (с соотношением массы 2:1), а рибосома с константой седиментации 80S — на субъединицы 60 и 40S. Распад на субъединицы происходит при снижении в среде концентрации двухвалентных катионов (Mg, Ca, Co, Mn). Этот процесс

обратим: при повышении концентрации ионов субъединицы объединяются, образуя нативные рибосомы. При электронно-микроскопическом исследовании изолированных рибосом методом негативного контраста удается увидеть щель между двумя субъединицами.

По современным представлениям каждая субъединица содержит одну молекулу рибосомальной РНК (рРНК) в виде тяжа, спиральные участки которого располагаются перпендикулярно основной цепи. Пространство между витками спирали и целыми спиральными участками заполнено молекулами белка, сцементированными в компактную структуру рибосомы.

В клетках высших растений рибосомы обычно связаны с мембранами гранулярной эндоплазматической сети, располагаясь беспорядочно или линейно, а иногда в виде розеток или спиралей на их наружной поверхности. Встречаются рибосомы и на наружной поверхности ядерной оболочки, на митохондриях, пластидах; иногда они не связаны с мембранными структурами, а свободно лежат в цитоплазматическом матриксе.

В клетках бактерий, у которых еще отсутствует вакуолярная система, а также микобактерий, у которых существуют лишь отдельные цитоплазматические мембраны, рибосомы представляют собой непрменные компоненты цитоплазмы. В дрожжевых клетках, как и в клетках меристемы высших растений, большинство рибосом свободно расположено в гиалоплазме. В растительных клетках образование рибосом предшествует возникновению мембран. Связь рибосом с мембранами эндоплазматической сети имеет большое значение в процессе синтеза белков, поскольку в этом случае рибосомы более активны, а белки сразу транспортируются по системе ретикулума туда, где они необходимы.

Концентрация рибосом определяется содержанием РНК в клетке и находится в коррелятивной зависимости от базофильных свойств ее цитоплазмы (базофильные участки цитоплазмы, как и ядро, окрашиваются основными красителями). Наличие в клетке эргастоплазмы (от греч. *ergaston* — рабочий, вырабатывать и трансформировать) — базофильных участков основной плазмы — указывает на присутствие в ней большого количества рибосом. У быстрорастущих растительных, животных и бактериальных клеток содержание РНК (а следовательно, и особенности окрашивания) всегда коррелирует с концентрацией рибосом.

В отдельных растительных клетках число рибосом достигает нескольких тысяч единиц. В клетках *Escherichia coli* и дрожжей их около тысячи. Концентрация рибосом в растительных клетках и тканях меняется в процессе онтогенеза и зависит от питания, водного режима, температуры и других условий, а также функций клеток.

Рибосомы растений, животных и микроорганизмов обладают довольно сходным химическим составом. Они представляют со-

бой рибонуклеопротеиды и состоят почти целиком из рРНК и структурного рибосомального белка. По составу белок рибосом близок к гистону, он содержит больше основных аминокислот, чем кислоты.

Рибосомальная РНК составляет не менее половины сухого вещества рибосомных частиц, являясь их важнейшим структурным компонентом (примерно 80—90% всей РНК клетки). Она имеет сильнокислую реакцию. Исходя из того, что на каждую рибосому приходится примерно 6000 нуклеотидов (отрицательно заряженных групп), отрицательный заряд РНК во многом превосходит заряд белка. Этим и обуславливается способность рибосом связывать катионы и основные кислоты.

Установлено, что на рибосомах происходит связывание активированных аминокислот и укладка их в полипептидную цепь в соответствии с генетической информацией, полученной из ядра через информационную (матричную) РНК (мРНК), которая как бы считывает соответствующую информацию с ДНК и передает ее на рибосомы. Целый ряд белков синтезирован на изолированных рибосомах и при этом отмечено включение в них меченых аминокислот. Роль матрицы в белковом синтезе выполняет мРНК, которая прикрепляется к рибосоме. На поверхности последней происходит взаимодействие между комплексом аминокислот, транспортной РНК, несущей очередную аминокислоту, и нуклеотидной последовательностью информационной РНК, которая функционирует на рибосоме однократно и после синтеза полипептидной цепи распадается, а вновь синтезированный белок накапливается в рибосомах. В бактериальной клетке при периоде регенерации 90 мин скорость кругооборота мРНК достигает 4—6 с.

Рибосомы в процессе синтеза белка ведут себя как специализированные структуры, причем активность их различна. Биосинтез идет только на тяжелых (активных) рибосомах, не распающихся на субъединицы после снижения концентрации магния. Одновременно в синтез белка вовлекается около 10% активных рибосом. Они действуют в основном не изолированно, а совместно и упорядоченно. Группировка рибосом, синтезирующих один вид белка, получила название полирибосомы, или полисомы. Она состоит из 5—70 рибосом, близко расположенных друг от друга и связанных тонкой нитью — молекулой мРНК. Полисомы обнаружены в клетках как простейших, так и многоклеточных организмов: бактерий, слизистых грибов, высших растений и животных. Они представляют собой особую структуру, возникающую в организмах при синтезе белка.

Синтез рибосом складывается из трех процессов: образования двух промежуточных групп частиц (предшественники) — *эосом*, состоящих только из РНК, и *ноосом*, состоящих из белка, и, наконец, соединения их в зрелые рибосомы. Место образования рибосом еще точно не установлено; допускают три варианта их

возникновения: первый — в цитоплазме из рибонуклеопротеидов, аминокислот и ферментов; второй — в ядре, откуда субъединицы выходят через поры в цитоплазму, и третий — в результате взаимодействия цитоплазмы и ядра.

Сферосомы. Сферосомы (микросомы) были впервые обнаружены в 1880 г. Ганштейном. Они, как свидетельствует само название, представляют собой шаровидные тельца. На препаратах, фиксированных осмием, сферосомы имеют размеры 0,55—0,9 мкм, они хорошо окрашиваются кристаллвиолетом в пурпуровый цвет, в то время как митохондрии и пластиды этим же препаратом — в бледно-сиреневый. В отличие от митохондрий сферосомы не окрашиваются янусом зеленым. Поскольку показатель преломления света у этих органелл выше, чем у цитоплазмы, они хорошо просматриваются под световым микроскопом. При темнопольной микроскопии сферосомы представляются в виде блестящих гранул, а при фазово-контрастной они кажутся черными. При извлечении из них липидов сохраняется остов, окрашивающийся пиронином, что указывает на существование белковой стромы у сферосом. Полагают, что высокая способность сферосом к преломлению света обусловлена содержанием в них ароматических аминокислот (тирозина и др.).

Сферосомы морфологически почти не отличаются от капель масла и других липидов. Были проведены специальные сравнительные исследования с использованием электронной микроскопии клеток эпидермиса чешуй лука (*Allium sera*), колеоризы кукурузы (*Zea mays*) и запасающих тканей семян сурицы белой (*Sinapis alba*) и рапса (*Brassica napus*). Они показали, что размеры жировых включений и сферосом почти одинаковы. Только при фиксировании сферосом четырехокисью осмия или перманганатом калия была обнаружена тонкая зернистость, отсутствующая в оптически пустых каплях масла (рис. 19). Зернистая структура этих органелл обусловлена наличием в них белковой стромы, характеризующейся определенным родством к некоторым красителям.

Сферосомы формируются системой эндоплазматической сети.

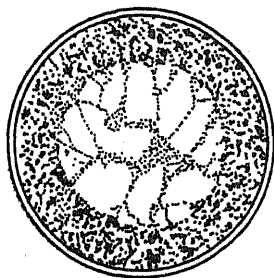


Рис. 19. Схема строения сферосомы. По Сорокину.

После того как в концевом вздутии тяжа эндоплазматической сети накапливается осмиофильный материал, от него отщипывается маленькое тельце, окруженное одним слоем мембраны. Это образование, получившее название просферосомы, постепенно укрупняется, достигая диаметра 100—150 нм. В этот период в нем особенно отчетливо видна зернистая строма. Наблюдения за процессом образования капель масла показали, что он совершенно идентичен ходу развития сферосом. Их размеры и струк-

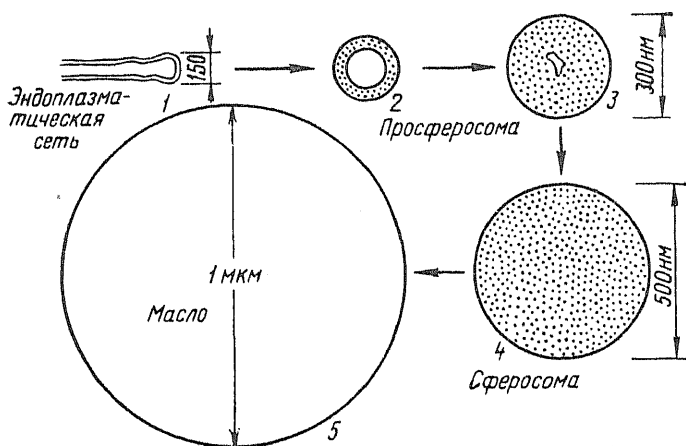


Рис. 20. Онтогенез сферосомы и образование капель масла у растений:

1 — тяж эндоплазматической сети, 2 — просферосома, 3 — накопление липидов внутри мембраны эндоплазматической сети, 4 — сферосома, 5 — капелька масла. По Фрей-Вислингу.

тура указывают на то, что капли масла также образуются из сферосом. В дальнейшем в центральной зоне зернистой структуры сферосом появляется отчетливый просвет, что, очевидно, связано с накоплением в них масла. Со временем зернистость сферосом исчезает и они превращаются в гомогенные капли, одетые элементарной мембраной, которая препятствует их слиянию.

На рисунке 20 схематически представлен процесс последовательного образования просферосом из тяжа эндоплазматической сети, их превращения в сферосомы и затем в капельки масла.

Поскольку сферосомы синтезируют жиры, они должны содержать необходимые для этого ферменты. Действительно, в составе сферосом найдены липаза, кислая фосфатаза (апираза), дезоксирибонуклеаза. В сферосомах чешуй луковиц *Allium* была обнаружена кислая фосфатаза. При этом оказалось, что из всех компонентов эпидермальных клеток *Allium* лишь одни сферосомы способны расщеплять глицерофосфат, освобождая фосфорную кислоту, чего никогда не наблюдается в митохондриях или пластидах. Следовательно, в сферосомах проходит конечный этап синтеза жира — ацилирование глицерофосфата K_0A -производными жирных кислот. Поскольку незаменимые жирные кислоты (олеиновая, линолевая, линоленовая, арахидоновая и т. п.) синтезируются исключительно растительными клетками, в последних должны существовать специальные органеллы для их синтеза. По-видимому, ими и являются сферосомы.

Лизосомы. Впервые они были описаны в 1929—1930 гг. К. де Дув, хотя их наблюдали и раньше. Эти органеллы окрашиваются

подобно митохондриям, поэтому под световым микроскопом их обнаружить трудно. Это небольшие частицы, величиной 0,4 мкм, они выделены из гомогенатов тканей методом дифференцированного центрифугирования, представляют собой мелкие гранулы, ограниченные липопротеидной мембраной и заполненные густо-зернистой стромой, в состав которой входит большое количество гидролаз (кислая фосфатаза, кислая рибонуклеаза, кислая дезоксирибонуклеаза и др.), необходимых для обновления белков и нуклеиновых кислот. Мембраны лизосом имеют трехслойное строение.

Они образуются, как и сферосомы, из тяжей эндоплазматической сети путем отшнуровывания мельчайших пузырьков. Отличительной их особенностью является явно выраженная реакция на кислую фосфатазу. Очевидно, лизосомная мембрана состоит из веществ, устойчивых к действию гидролаз, что служит необходимым условием для локализации посторонних продуктов, проникающих в клетку. Повреждение мембран лизосом может вызвать лизис фосфорных эфиров, нуклеиновых кислот, белков, мукополисахаридов и сложных эфиров серной кислоты. В связи с этим органеллы и были названы лизосомами. Они принимают активное участие в расщеплении поступающих в клетку в процессе фагоцитоза или пиноцитоза питательных веществ. Вместе с тем лизосомы способны переварить саму клетку, в которой они находятся, но этому препятствует их мембрана. Нарушение целостности мембран лизосом влечет за собой повреждение окружающей цитоплазмы и органелл.

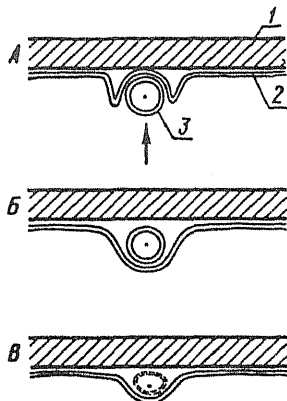
Содержание в лизосомах ферментов, в частности кислой фосфатазы, несколько сближает их со сферосомами. Отсюда можно предполагать, что эти органеллы филогенетически близки и функции их сводятся к изоляции накапливающихся в них ферментов от соответствующих цитоплазматических субстратов. Есть данные о связи аппарата Гольджи с лизосомами, поскольку содержащее диктиосом и пузырьков Гольджи дает реакцию на кислую фосфатазу.

Установлено повсеместное распространение лизосом в самых различных клетках животных тканей. Лизосомы найдены и в растительных клетках. В гифах гриба *Neurospora crassa* были обнаружены частицы, содержащие ферменты, что дало основание приравнять их к первичным лизосомам.

Из проростков кукурузы в 1968 г. Матиль выделил две фракции лизосом: легкую и тяжелую. Обе фракции содержали протеазу, карбоксипептидазу, ДНК-азу, РНК-азу, фосфатазу и различные эстеразы. Отличительной чертой легкой фракции лизосом было содержание в ней трансаминазы, а в тяжелой — оксидоредуктазы, которые имеются также в мембранах эндоплазматической сети. Легкие лизосомы, будучи менее плотными, напоминали вакуоли, а тяжелые, образующиеся при их слиянии, неотличимы от обычных вакуолей.

Рис. 21. Выделение лизосомы у *Neurospora*:

А — мембрана эндоплазматической сети, окружающая лизосому (3), не сливается с плазмалеммой (2), Б — лизосома в пространстве между плазмалеммой и клеточной оболочкой (1); В — разрушение мембраны лизосомы.



На рисунке 21 схематично показано, как лизосомы мигрируют к поверхности клетки, группируются около плазмалеммы, а затем выносятся из цитоплазмы.

Большинство наблюдений подтверждает тот факт, что образования, схожие с лизосомами, находятся в метаболически активных клетках растений. Такие частицы описаны в развивающихся алейроновых клетках зерновки пшеницы, в секреторных клетках септалных нектарников *Gasteria*, расположенных на стенках завязи. Высказываются предположения, что в соответствии с общими принципами метаболизма растений и животных лизосомы приобрели в растительных тканях способность осуществлять не только функции расщепления, но и синтеза. Весьма вероятно, что лизосомы в клетках не представляют собой самостоятельных структур, а образуются в ходе активного функционирования эндоплазматической сети и аппарата Гольджи.

Цитосомы. Это мелкие шарообразные тельца с тонкозернистой структурой, заключенные в элементарную мембрану. Они всегда присоединены к каналам эндоплазматической сети (рис. 22), чем отличаются от лизосом и сферосом, расположенных свободно.

Впервые цитосомы были описаны в 1958 г. Портером и Колфилдом в делящихся клетках корешка лука. В настоящее время они обнаружены в клетках многих покрытосеменных растений, а также водорослей и грибов.

При выделении способом дифференцированного центрифугирования они, как правило, осаждаются вместе с тяжами эндоплазматической сети.

Митохондрии (от греч. *mitos* — нить и *chondros* — зерно). Это важнейшие клеточные органеллы, являющиеся своего рода энергетической системой и центрами клеточного дыхания. С ними связаны процессы синтеза специфических молекул АТФ.

Митохондрии были обнаружены в 1882 г. В. Флеммингом и в 1894 г. Р. Альтманом в клетках животных тканей. Название «митохондрии» им было дано ученым Банда в 1897 г., подробно описавшим эти структуры. У растений митохондрии были впервые обнаружены в 1904 г. Ф. Мевесом в тапетальных клетках пыльников кувшинки (*Nymphaea*). Несколько позже, в 1908 г., им же был предложен термин «хондриом» для обозначения совокупности всех митохондрий, содержащихся в одной клетке.



Рис. 22. Цитосомы в клетке корня кукурузы. По Молленхауэру.

Михаэлис в 1900 г. впервые применил янус зеленый для прижизненного окрашивания митохондрий, последние приобретают при этом зеленовато-синий цвет из-за наличия в них цитохром-оксидазной системы, поддерживающей краситель в окисленном состоянии. Митохондрии легко окрашиваются железным гематоксилином, кислым фуксином, метиленовым синим, янусом зеленым и другими красителями. При использовании обычных фиксаторов митохондрии разрушаются, поэтому для их изучения применяют методы, основанные на стабилизации их липопротеидной структуры при длительном воздействии агентов, например четырехоксида осмия, хромовой кислоты, бихромата калия.

Размеры митохондрий чрезвычайно изменчивы, в значительной степени они зависят от функционального состояния клеток, осмотического давления и рН среды: например, они увеличиваются в гипотонических растворах и уменьшаются в гипертонических, а в кислой среде приобретают пузыревидную форму. Тем не менее, толщина митохондрий постоянна — около 0,5 мкм, в то время как их длина заметно колеблется, достигая 7—10 мкм и более. Так, длина палочковидных митохондрий может достигать до 7 мкм, а нитевидных — до 18—20 мкм. Разновидности округлой формы имеют диаметр от 0,2 до 1 мкм, в среднем 0,5—1 мкм. Митохондрии длиной 3 мкм и более можно наблюдать под световым микроскопом.

В связи с малыми размерами и нестойкостью к некоторым распространенным фиксаторам митохондрии длительное время оставались неизученными. Под световым микроскопом они вы-

глядят как короткие тонкие нити. Подробно изучить тонкую структуру митохондрий удалось лишь после применения электронно-микроскопического метода на фиксированных и окрашенных препаратах. Однако на электронных микрофотографиях эти органонды редко имеют вид тонких нитей, поскольку на ультратонких срезах они бывают разрезаны вкось и поперек; на таких снимках они чаще всего представлены короткими палочками или образованиями овально-яйцевидной формы.

Выделение митохондрий из тканей животных, а также растений (из проростков и листьев) позволило исследовать их химический состав и ферментативные свойства *in vitro*. Поскольку митохондрии отличаются сравнительно низкими показателями преломления, прижизненные исследования их довольно сложны. Тем не менее это удалось в культурах живых тканей при темнопольном фазово-контрастном микроскопировании.

Митохондрии встречаются почти во всех эукариотических растительных и животных клетках. Раньше полагали, что они отсутствуют лишь у бактерий и некоторых простейших, постоянно существующих в анаэробных условиях. Однако под электронным микроскопом в некоторых бактериях были обнаружены особые тельца, аналогичные митохондриям, — *мезосомы*. Сейчас их выделили у многих форм бактерий.

Очертания митохондрий даже в пределах одной клетки весьма изменчивы, поскольку одна и та же частица может иметь то сферическую форму, то вытягиваться, приобретая форму палочки. Вместе с тем исследования показали, что в клетках самых различных растительных организмов они сходны между собой по своим морфологическим видоизменениям (нити, палочки или гранулы) и величине (рис. 23). При определенных функциональных состояниях митохондрии могут принимать и другие морфологические формы. Так, длинные палочкообразные митохондрии, набухая с одного конца, становятся похожими на дубинки, при образовании в них вмятин — на теннисную ракетку, а при появлении центральной светлой зоны приобретают вид пузырьков.

В зависимости от типа клетки и ее функций число митохондрий сильно варьирует (от 50 до 50 000). В одной клетке в процессе онтогенеза оно меняется (в эмбриональных клетках их больше, чем в стареющих), следовательно, определяется уровнем метаболизма. К примеру, железистые клетки нектарников растений содержат большее число этих органелл, чем выполняющие более пассивные функции. В зависимости от внутренней структуры даже небольшое число крупных митохондрий может быть метаболически не менее эффективно, чем большое число мелких.

Митохондрии в клетке распределяются довольно равномерно, но иногда они концентрируются вокруг ядра или на периферийных участках цитоплазмы. В живой неделящейся клетке митохондрии обычно находятся в движении, отчасти и под влияни-

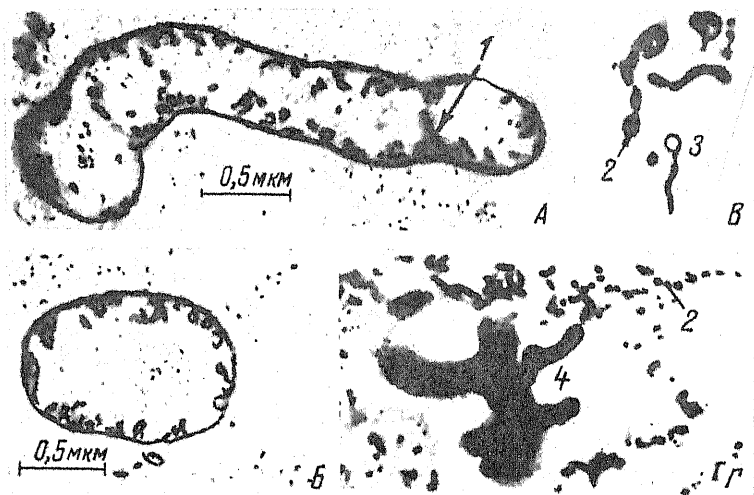


Рис. 23. Митохондрии:

А, Б — в клетках тыквы (с двойной наружной и внутренними трубчатыми мембранами); В — щетка кукурузы; Г — нарцисса; 1 — внутренняя мембрана, 2 — митохондрия, 3 — пластида с крахмалом, 4 — хромосомы (электронные микрофотографии). По Эсау.

ем тока цитоплазмы. В некоторых случаях (чаще при патологических состояниях) митохондрии собираются вокруг ядра. В период деления клетки они скапливаются около митотического веретена, а затем распределяются более или менее равномерно между дочерними клетками. Очевидно, митохондрии как источники энергии локализуются в тех участках клетки, где требуется большое ее количество.

По физико-химическим свойствам митохондрии представляют собой довольно плотные тельца. Электронно-микроскопические исследования показали, что митохондрии ограничены двумя мембранами (рис. 24). Наружный ее слой отделяет митохондрию от цитоплазмы, а внутренний — окружает внутреннюю камеру митохондрии, митохондриальный матрикс. Толщина слоев достигает 7 нм. Между ними имеется перимитохондриальное про-

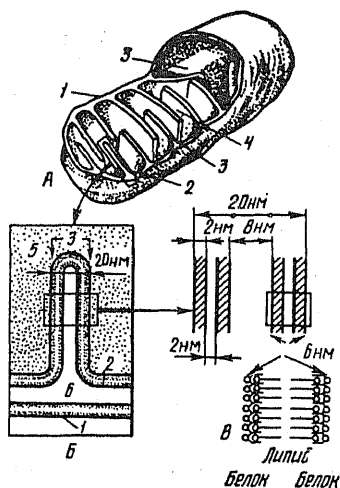


Рис. 24. Схема ультраструктуры митохондрии

А — общий вид: 1 — наружная, 2 — внутренняя мембраны, 3 — кристы, 4 — митохондриальный матрикс; Б — митохондриальная криста при большом увеличении; 5 — внутренняя полость, 6 — наружная полость; В — молекулярная структура кристы. По Де Робертису и др.

странство шириной около 10—20 нм, заполненное основным бесструктурным веществом, содержащим глобулярные белки и некоторые ферменты.

Характерной особенностью внутреннего слоя митохондриальной мембраны является его поверхность, образованная многочисленными складками, так называемыми кристами, в виде гребней, трубочек, микроворсинок, мешочков или перегородок, вдающихся внутрь митохондрии в виде неполных внутренних перегородок (рис. 25). В результате внутренняя поверхность мембраны по своей протяженности значительно превышает наружную. Кристы обычно ориентированы поперек оси митохондрии, параллельно друг другу. На ультратонких срезах они имеют вид пузырьков, поскольку нередко срез проходит через них, наискось.

В клетках растений внутренний слой мембраны митохондрий имеет меньшую поверхность, чем в клетках животных, так как обычно вместо гребней у них имеются микротрубочки или микроворсинки. Внутренняя камера митохондрии заполнена массой (митохондриальный матрикс, или строма), состоящей из нитей и гранул различной электронной плотности; эта жидкая фаза содержит растворимые белки и более мелкие молекулы. Твердую фазу митохондрий составляют наружный и внутренний слой мембраны (вместе с кристами). Структура митохондрий состоя-

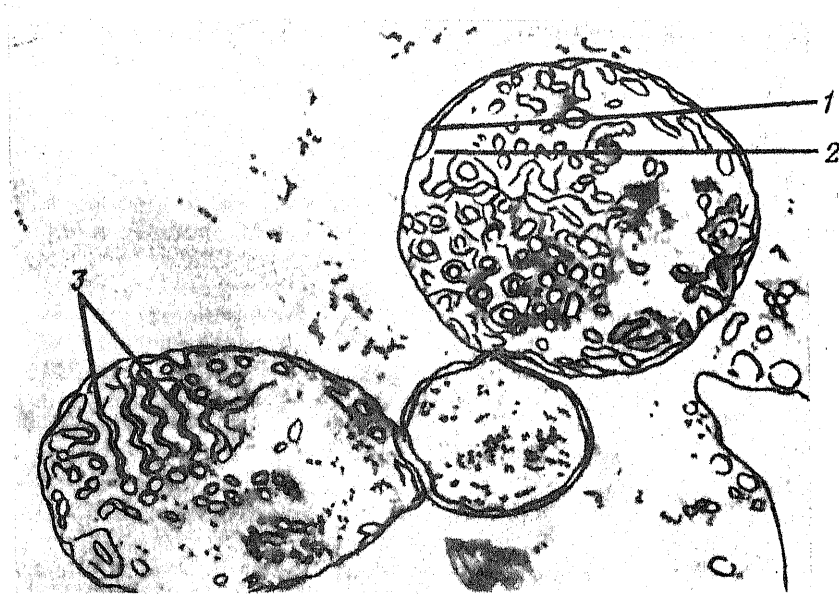


Рис. 25. Митохондрии амёбы *Chaos chaos*, $\times 31\,500$:

1, 2 — соответственно наружная и внутренняя мембраны, 3 — трубочки, образованные внутренней мембраной. По Палласу.

щая из твердой и жидкой фаз, способствует их видоизменению при различных условиях.

Функции митохондрий объясняются наличием трех жидких фаз, разделенных слоями мембраны: во-первых, цитоплазмы, окружающей митохондрию; во-вторых, жидкости типа сыворотки, заполняющей перимитохондриальное пространство, и, наконец, содержимого внутренней камеры — хондриоплазмы. При этом следует отметить, что непосредственной связи между мембранами вполне развитых митохондрий и мембранами эндоплазматической сети и ядерной оболочки пока не наблюдалось.

Биологические функции митохондрий удалось установить только после того, как их научились отделять от других клеточных компонентов путем дифференцированного ультрацентрифугирования. Выделенные таким образом эти органеллы могут быть очищены от солей посредством диализа, высушены и подвергнуты химическому анализу. Митохондрии состоят из липопротеидов, значительная часть которых представлена фосфолипидами (до 95%), небольшого количества РНК (от 1—3%) и ДНК. Кроме того, в их состав входят ряд витаминов (А, В₆, В₁₂, К, Е), фолиевая и пантотеновая кислоты, рибофлавин и кофермент А, дыхательные ферменты (цитохромоксидаза и сукцинатдегидрогеназа), ферменты цикла трикарбоновых кислот и ряд ферментов, участвующих в сопряженном с дыханием фосфорилировании (аденилаткиназа, аденозинтрифосфатаза). Отсюда становится понятным обязательное присутствие митохондрий во всех клетках с аэробным дыханием, а также и то, что при изъятии ядра из клетки отдельные компоненты ее продолжают «дышать». В то же время замечено, что при переходе клетки от аэробного образа жизни к анаэробному, т. е. когда перестает функционировать окислительный цикл трикарбоновых кислот, митохондрии исчезают и взамен их возникает мощно развитая система мембран эндоплазматической сети. Подобные наблюдения были сделаны при изучении дрожжевых клеток и чашелистиков канатника (*Abutilon*), помещенных в атмосферу азота. От числа митохондрий в клетках зависит интенсивность дыхания.

Вопрос о возникновении митохондрий в клетке до настоящего времени еще окончательно не разрешен. Некоторые исследователи предполагают, что они образуются из мелких частиц, окруженных двухслойной мембраной, позволяющей легко отличить их от других компонентов клетки, например от молодых пузырьковидных сферосом (Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968). Такие частицы, названные *инициальными*, обнаруживаются в большом числе в только что сформировавшихся меристематических клетках и имеют несколько большую электронную плотность, чем цитоплазма. Развитие инициальных частиц осуществляется одновременно с ростом клеток, причем с увеличением их размеров возникает складчатость внутренней мембраны. В этой фазе развития их называют *промитохондриями*. Дальнейший их рост со-

проводится дифференциацией складок внутренней мембраны в трубочки или гребни нормально развитой митохондрии. При этом, несмотря на происходящее в процессе формирования митохондрии громадное возрастание внутренней ее поверхности, увеличение объема стромы превосходит его в 3 раза.

Согласно имеющимся наблюдениям дифференцированные митохондрии могут активно делиться двумя различными способами, причем во всех клетках определенной ткани деление митохондрий может осуществляться одним из этих способов. Чаще всего деление происходит путем образования перегородок, подобных кристам; наружная мембрана в образовании этих перегородок не участвует. Попарно возникшие перегородки постепенно смыкаются, деля митохондрию на отсеки. Далее митохондрии распадаются, в результате чего происходит увеличение их числа; подобный тип деления можно наблюдать в клетках меристематической ткани. При другом типе деления наблюдается сильное сужение центральной части митохондрии вместе с наружным слоем мембраны до полного разделения ее на части.

Размножаются митохондрии и путем почкования. Этот тип деления открыт у мхов при изучении процесса их регенерации, когда из срезанных листочков формируются новые растения. Процессу почкования митохондрий всегда предшествует дифференциация зеленых (ассимилирующих) клеток в меристематическую ткань, т. е. омолаживание. Очевидно, явление омолаживания органов растения сопровождается омолаживанием органелл, в данном случае митохондрий и хлоропластов. Отсюда можно заключить, что в строме митохондрий заключена информация, направляющая морфогенез этих органелл. Во время почкования происходит выпячивание мелких мембранных пузырьков с последующим отшнуровыванием этих образований от материнской митохондрии; одновременно с формированием выпячиваний возникают кристы и осмиофильные гранулы.

Средняя продолжительность жизни митохондрий 5—10 дней. Восстанавливаются они как в результате новообразования, так и при делении предшествующих структур. Имеются также данные о происхождении митохондрий из цитоплазматических пузырьков, возникающих из цистерн эндоплазматической сети.

Изучением митохондрий занимаются цитологи, генетики, биофизики и физиологи. Значительные успехи в этой области привели к созданию новой науки — *митохондриологии*.

Пластиды (от греч. *plastos* — вылепленный и *eidos* — подобный). Так называют постоянные мембранные органеллы растительных клеток, в которых осуществляется первичный синтез органических веществ. Грибы, бактерии, слизевики, а также сине-зеленые водоросли пластид не имеют.

Первые наблюдения и описания пластид — *хроматофоров* и хлоропластов были сделаны в 1676 г. Антони ван Левенгуком сначала в клетках водоросли спирогиры, затем в клетках некото-

рых злаков. Хроматофорами (носителями окраски) называют пластиды водорослей, отличающиеся от хлоропластов других систематических групп растений разнообразной формой, наличием пиреноидов и специфическими пигментами. Детальные исследования пластид проведены в 1882 г. Шимпером. Он описал три их типа, причем бесцветные пластиды — *лейкопласты*, обнаруженные в яйцеклетках гиацинта, считал исходными для зеленых пластид — *хлоропластов*. В зависимости от выполняемых ими функций он подразделял пластиды на *лейкопласты*, *хлоропласты*, *хромопласты*, *амилопласты*, *протеопласты*, *олеопласты*.

Современные исследователи (Матиенко, 1965) делят пластиды на две группы: лейкопласты (бесцветные пластиды) и хромопласты (пластиды, содержащие пигменты). В группу лейкопластов входят: амилопласты — пластиды, накапливающие крахмал; олеопласты — пластиды, накапливающие масла, и *протеинопласты* — пластиды, накапливающие белок. В группу хромопластов входят: *хлоропласты* — зеленые пластиды, в основном содержащие хлорофилл, и *каротинопласты* — пластиды, содержащие желтые пигменты.

В 1967 г. Мэринос обнаружил в покоящихся почках клубней картофеля еще один тип пластид, названный им полифункциональным. В них содержатся зерна крахмала, белки, капли липидов.

Общее число пластид в клетках высших растений варьирует в довольно значительных пределах. Так, в клетках листьев высших растений их от 20 до 100, а у низших одноклеточных организмов — всего одна.

Форма пластид высших растений довольно однообразна: дискообразная (округло-эллиптическая). У водорослей хроматофоры бывают палочкообразными, лентовидными, спиралевидными, чашеобразными и т. д. Величина пластид у покрытосеменных растений колеблется от 3 до 10 мкм, среди них самые мелкие — лейкопласты.

Хромопласты содержат пигменты. Так, в хлоропластах имеются *хлорофилл*, *ксантофил* и *каротин*; в каротинопластах — те же пигменты, только вместо хлорофилла — *ликопин*. Пигменты представлены в виде кристаллов или находятся в аморфном состоянии.

Тело пластид состоит из стромы, содержащей в основном протеины и липиды, а также пигменты и минеральные элементы, и ограничено двумя липопротеидными мембранами.

У разных типов пластид наблюдаются значительные колебания в составе химических компонентов. Содержание воды в них зависит от водного режима растений и колеблется от 60 до 75 %.

В пластидах содержится большое количество различных ферментов, которые последовательно вовлекаются в обмен веществ. Они катализируют биохимические реакции, в результате которых в виде различных соединений накапливается энергия, необ-

ходимая для метаболических процессов в растительной клетке. Пластиды играют ведущую роль в образовании и превращении запасных веществ в ней.

Все типы пластид генетически связаны между собой, хотя функции их строго специфичны. Исходной формой пластид являются пропластиды, по внешнему виду сходные с митохондриями, но более крупных размеров, удлиненной формы, с неупорядоченным расположением крист. Митохондрии от пластид можно отличить по способности их прижизненно окрашиваться янусом зеленым Б, в то время как пропластиды этим веществом не окрашиваются.

Лейкопласты есть в клетках эмбриональных тканей высших растений, в цитоплазме спор и женских гамет, в клетках семян, клубней, корневищ, волосков, в кожце многих однолетних растений и т. д. Иными словами, они присутствуют во всех органах покрытосеменных растений, причем число их в клетках велико.

Форма лейкопластов чаще всего почти шаровидная, она изменяется лишь в тех случаях, когда в них содержатся продолговатые крахмальные зерна или выкристаллизовавшийся белок. Согласно данным Баденхонзена (1962), для формирования крахмального зерна внутри пластиды необходимы внутренние мембраны, которые в лейкопластах распределяются в мелкозернистом гомогенном матриксе, не образуя характерных ламеллярных структур, типичных для хлоропластов.

Запасной крахмал синтезируется в лейкопластах и амилопластах из притекающей в них глюкозы под действием фермента амилосинтетазы. При этом крахмал может накапливаться в таких значительных количествах, что тело пластиды (строма) превращается в тонкую пленку, окружающую крахмальное зерно.

Хлоропласты (зеленые пластиды) — органеллы клетки, обуславливающие накопление углеводов в процессе фотосинтеза. В них содержится большое количество ферментов, контролирующих фотосинтез, а также белков, жирных кислот и фосфолипидов. Эти важнейшие мембранные органеллы встречаются в клетках эукариотических организмов: высших растений и некоторых одноклеточных.

Хлоропласты находят не только в листьях, стеблях, цветках, плодах, семенах (лимон, фисташки), но и во внешних паренхимных клетках древесины. Даже в зимнее время зеленые хлоропласты в изобилии встречаются в клетках коры, сердцевинных лучах и на окраине сердцевины старых одревесневших веток. По-видимому, свет проникает через особые «щели» в пробке ветвей.

Форма хлоропластов довольно разнообразна: сферическая, яйцевидная, дисковидная, гантелевидная и т. п. Иногда они имеют вид пузырьков с бесцветным центральным участком. У высших растений дисковидная форма хлоропластов является уни-

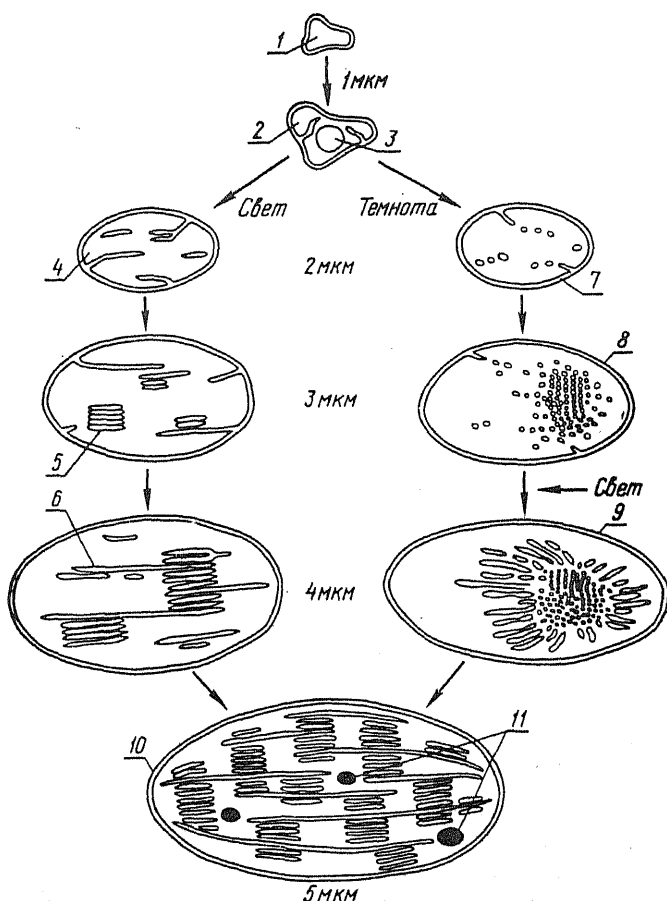


Рис. 26. Онтогенез хлоропластов:

1 — инициальная частица, 2 — впячивание внутренней мембраны, 3 — крахмальное зерно, 4 — образование внутренней ламеллярной системы, 5 — грани, 6 — ламелла стромы, 7 — пластида с множеством пузырьков, образованных из впячиваний внутренней мембраны, 8 — проламеллярное тело, 9 — образование ламелл, 10 — полностью сформированный хлоропласт, 11 — капелька жира. По Мюлеталеру и Фрей-Висслингу.

версальной. У водорослей пластиды еще не дифференцированы на разные типы и носят общее название хроматофоров. У зеленых водорослей они достигают гигантских размеров — до 50 мкм. Число хлоропластов в клетках различных растений более или менее постоянно; при недостатке число их увеличивается путем размножения, при избытке уменьшается путем дегенерации.

Размножение хлоропластов происходит путем деления. На рисунке 26 показано развитие хлоропласта из инициальной частицы (слева — на свету идет нормальное образование ламелл гран и ламелл стромы; справа — в темноте образуется проламел-

лярное тело). Уже в самом начале своего развития инициальная частица представляет глобулярное образование, окруженное двумя мембранами, строма которого значительно плотнее окружающей цитоплазмы. После того как инициальная частица, достигнув определенных размеров, приобретает форму сплющенного эллипсоида, внутренняя ее мембрана начинает разрастаться, образуя направленные внутрь складки, которые располагаются не перпендикулярно к поверхности эллипсоида, как у митохондрий, а более или менее параллельно продольной его оси, что связано с расположением ламелл в хлоропласте.

Описанное образование получило название пропластиды, его можно наблюдать под световым микроскопом.

Для превращения пропластид в хлоропласты необходим свет. В темноте процессы синтеза и формирования мембранных структур прерываются.

Размеры хлоропластов довольно сильно варьируют в зависимости от условий среды и генетических особенностей растений. Например, у растений, выращенных в тени, хлоропласты бывают крупные и содержат большее количество хлорофилла, чем у растений, постоянно освещенных лучами солнца. В полиплоидных клетках хлоропласты несколько крупнее, чем в аналогичных диплоидных.

Строение хлоропластов несколько напоминает строение митохондрий. Их тело (матрикс, или строма) ограничено двумя белково-липидными мембранами, толщиной 7 нм каждая. Мембраны отделены друг от друга межмембранным пространством в 20—30 нм. Наружный слой, соприкасающийся с цитоплазмой, обычно имеет ровные контуры и не образует выпячиваний или складок, внутренний, как и у других пластид, образует складчатые выпячивания внутрь стромы.

Подробно внутренняя структура хлоропластов была изучена с помощью электронного микроскопа. Установлено, что внутренняя мембрана образует выпячивания в виде плоских протяженных полых мешков, ориентированных параллельно длинной оси хлоропласта, или же они имеют вид сети из разветвленных канальцев, расположенных в одной плоскости (рис. 27, 28). Эти складчатые пластинчатые образования, возникшие из внутренней мембраны, получили название *ламелл* стромы. Кроме них, в хлоропласте формируются еще плоские замкнутые мембранные мешки в виде дисков, названные *тилакоидами*. Внутреннее пространство тилакоидов также примерно равно 20—30 нм. Тилакоиды, расположенные стопками, образуют грани (рис. 29); их число в гранах может варьировать от нескольких штук до 50 и более. Тилакоиды в гранах плотно сближены между собой. Места их соприкосновения представляют плотный слой толщиной около 2 нм. В состав грани, помимо тилакоидов, могут входить и ламеллы стромы, как бы связывающие их между собой. Однако полости ламелл соединяются с межмембранным про-

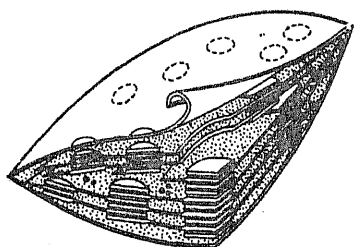


Рис. 27. Схема строения хлоропласта (ламеллы стромы и грани связаны в единую систему). По Эриксону.

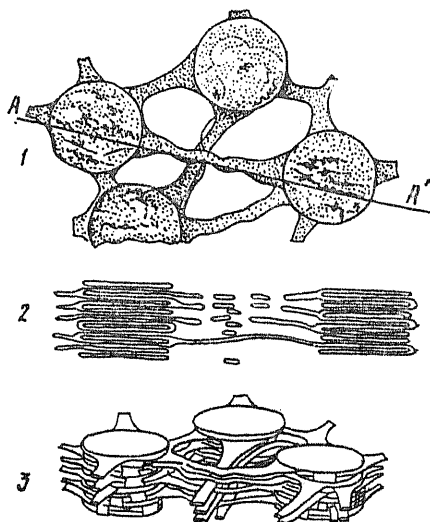


Рис. 28. Схема гранулярно-сетчатой структуры хлоропласта:

1 — вид в плане, 2 — разрез по AA', 3 — пространственная модель.



Рис. 29. Структура хлоропласта

А — общий вид, Б — вид в плане: 1 — грана, 2 — перемычки между ламеллами гран. По Вейеру и Томсону.

странством, в то время как камеры тилакоидов всегда остаются замкнутыми. Число гран в хлоропластах высших растений может достигать 60. Подобное строение хлоропластов наблюдается у самых различных растительных объектов, например у табака, томатов, кукурузы (рис. 30), фасоли, огурца, подсолнечника, шпината и др., что говорит об универсальности описанной структуры.

У низших растений структура хлоропластов более примитивная (рис. 31, А). Так, у зеленых водорослей величина дисков равна самой пластиде, причем они обычно объединены в одну группу.

В клетках прокариотических организмов, приспособленных к фотосинтезу (пурпурные бактерии, синезеленые водоросли), хлоропластов нет и их заменяют тилакоиды, свободно расположенные в цитоплазме. Некоторые водоросли (конъюгаты, жгутиковые) и мхи (печеночники) отличаются чрезвычайно крупными хлоропластами — *мегапластидами*, снабженными оболочками, но лишенными гран. В клетках этих растений содержатся особые органеллы — *пиреноиды*, не имеющие пигмента и окруженные скоплениями крахмальных зерен. В участках клеток, где находятся пиреноиды, идет превращение ассимилированных при фотосинтезе сахаров в более высокополимерные углеводы.

Хлорофилл, входящий в состав хлоропластов, по химическому строению представляет собой сложный эфир органической кислоты хлорофиллина с двумя спиртами — метиловым и высокомолекулярным фитолом. У высших растений различают два вида хлорофилла; хлорофилл *а* — $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ и хлорофилл *в* — $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.

В строении хлорофилл *а* преобладает над хлорофиллом *в*.

В зеленых растениях благодаря хлоропластам осуществляется процесс фотосинтеза, или ассимиляция (усвоения), углерода при непосредственном воздействии лучистой энергии солнца, поглощаемой хлорофиллом. В этот процесс вовлекаются углекислый газ, проникающий в составе атмосферного воздуха в зеленые ткани растения (главным образом в листья), и вода, поступающая в листья из почвы через корневую систему. Углекислый газ проникает в лист через устьица и по межклеточному пространству достигает клеток, содержащих хлоропласты. Диффундируя через клеточные оболочки, он приходит в соприкосновение с хлоропластами и содержащимся в них хлорофиллом. В ходе фотосинтеза световая энергия превращается в потенциальную химическую. В результате серии реакций образуются углеводы и выделяется кислород.

Процесс фотосинтеза сводится к двум фазам: одна связана с поглощением световой энергии хлорофиллами *а* и *в* и может протекать только на свету (световая стадия), другая обуславливает восстановление CO_2 , т. е. синтез углеводов, и происходит без непосредственного участия света (темновая стадия).

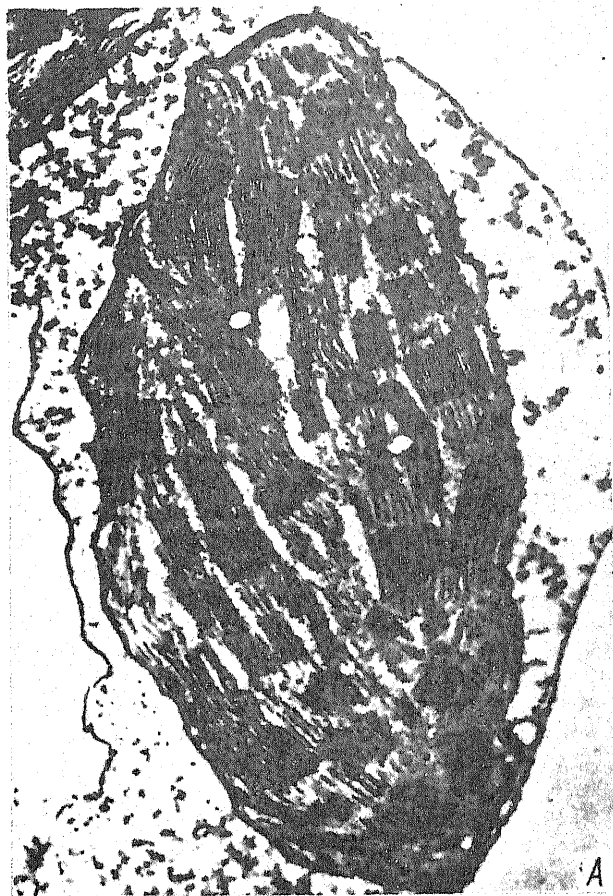


Рис. 30. Хлоропласт клетки мезофилла кукурузы:
А — хлоропласт с многочисленными гранами,

С помощью биохимических исследований установлено, что все пигменты фотосинтеза и ферменты первичных световых реакций сосредоточены в гранах; мембраны тилакоидов гран приспособлены для поглощения световой энергии (рис. 32).

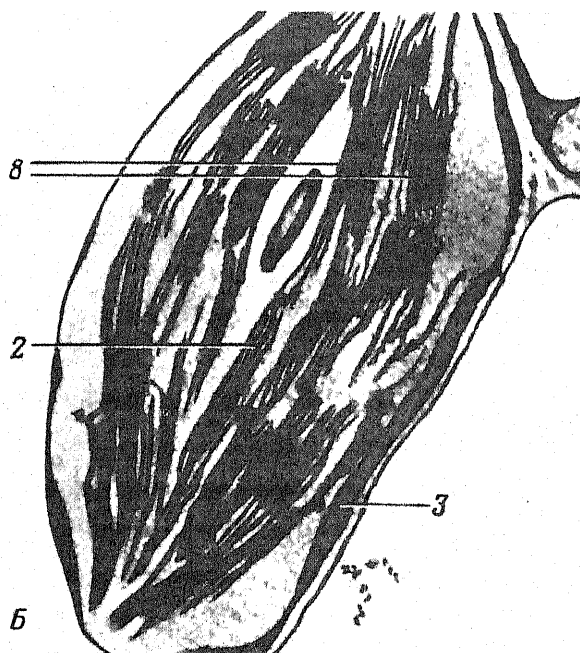
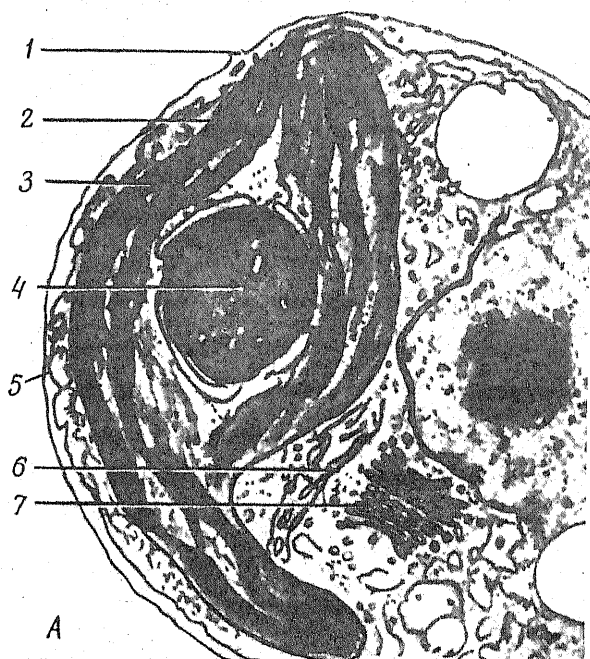
Микротрубочки. В клетках животных и растений обнаружены особые трубчатые образования, получившие название *микротрубочек* (от греч. *micro* — малый). Эти мельчайшие неветвящиеся трубочки пронизывают всю цитоплазму клеток. Полагают, что они выполняют опорную и сократительную функции, а также обеспечивают циркуляцию жидкости внутри цитоплазмы. Они осуществляют свои функции лишь в совокупности, а также при участии заключенной между ними цитоплазмы, поставляющей им энергию.



Б — часть хлоропласта при большом увеличении.

Длина отдельных микротрубочек равна нескольким микрометрам, поэтому они не могли быть обнаружены под световым микроскопом, и долгое время цитологам не было известно об их существовании. Диаметр микротрубочек цитоплазмы примерно 20—25 нм, а диаметр канала — менее 10 нм. Размеры микротрубочек цитоплазмы несколько больше размеров микротрубочек митотического веретена.

Микротрубочки растительных клеток изучали в пристенном слое цитоплазмы и на нитях митотического веретена. Отдельная микротрубочка представляет собой слой макромолекул белка, свернутый в цилиндр. Стенки микротрубочек способны распадаться на составляющие их макромолекулы, субъединицы или на бусообразные цепи, а затем вновь восстанавливаться. Бусообраз-



ные цепи в стенках микро-
трубочек обычно распола-
гаются по спирали, реже
лежат параллельно оси тру-
бочки. На рисунке 33 пред-
ставлена ультраструктура
микротрубочек в клетках
кончика корня можжевель-
ника и дрожжей.

Нейрофибриллами назы-
ваются нитевидные мета-
плазматические образова-
ния — производные цито-
плазмы нервных клеток.
Они принимают участие в
проведении нервных импуль-
сов. Нейрофибрилла со-
стоит из тонких трубчатых
элементов и еще более тон-
ких образований — *нейро-*

филаментов, представляющих собой сдвоенные цепи, каждая
из которых образована глобулами (бусинками) дезинтегриро-
ванной трубочки. На поперечных срезах микротрубочек в клет-
ках кончика корня можжевельника можно видеть до 13 глобул
диаметром 4,4 нм; угол наклона витка спирали равен 10° (см.
рис. 33, A_1 , A_2 , B_1 , B_2). Клетки дрожжей содержат микротру-
бочки из 6—12 глобул на один виток; диаметр микротрубо-
чек зависит от числа глобул; угол наклона спирали равен
 $75-80^\circ$ (см. рис. 33, A_1 , B_2). В пучках микротрубочек обнару-
жены также нитевидные, соединяющие их между собой пере-
тяжки (мостики). Подобные мостики наблюдаются в клетках
десмидиевой водоросли *Microsterias denticulata* и в ситовидных
элементах флоэмы тыквы *Cucurbita maxima*, где они взаимно
связаны волокнистыми выростами, расположенными наподобие
спиц в колесе.

Микротрубочки клеток самых различных тканей состоят из
белков, называемых *тубулинами*. По аминокислотному составу
тубулин близок к белку актину микротрубочек мышц. При дей-
ствии на растения колхицином, низкими температурами и высо-
ким гидростатическим давлением микротрубочки плазмы и мито-
хондриального веретена становятся невидимыми; тяжелая вода (D_2O)
и высокая температура, напротив, способствуют их стабилиза-
ции. Микротрубочки различных растительных объектов отли-

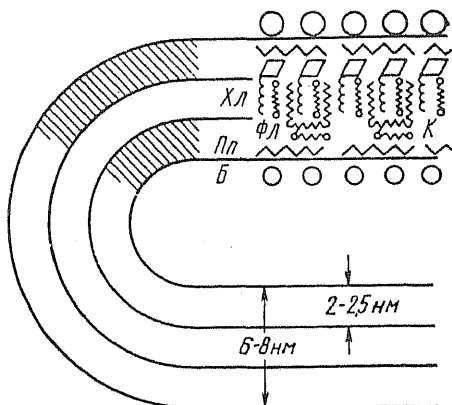


Рис. 32. Схема структуры двойной ла-
меллы хлоропласта:

Хл — хлорофилл, К — каротиноиды, Фл — фос-
фолипиды, Пл — полипептиды, Б — белки внут-
ри тилакоидов. По Жиро.

Рис. 31. Структура хлоропластов.

A — водоросли хламидомонада (по Паладе, $\times 180000$), B' — в клетке фасоли (по Вейеру, $\times 200000$); 1 — клеточная стенка, 2 — мембрана дисков (тилакоидов), 3 — оболочка хло-
ропласта, 4 — пиреноид, 5 — клеточная мембрана, 6 — митохондрия, 7 — диктиосома, 8 —
граны.

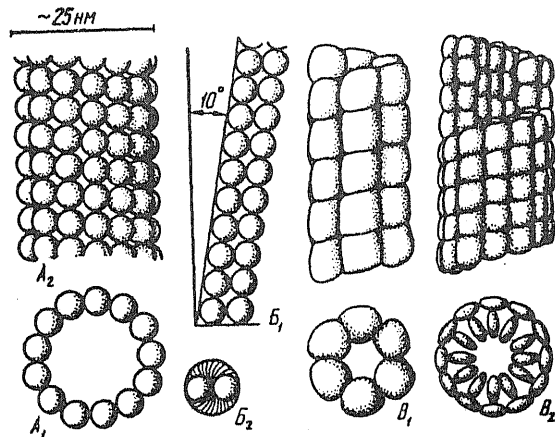


Рис. 33. Ультраструктура микротрубочек.

Микротрубочки в клетках кончика корня можжевельника с 13 субъединицами на 1 оборот спирали:

A_1 — поперечный срез, A_2 — вид спереди; нейрофиламенты: B_1 — вид спереди, B_2 — вид сверху; микротрубочки из клеток дрожжей: B_1 — 6 субъединиц на 1 виток спирали, B_2 — 12. По Фрей-Вислингу.

чаются между собой не только по диаметру и структуре, но и по чувствительности к фиксации. Аминокислотный состав их различен.

В 1967 г. И. Кроншав и К. Эсау в дифференцирующихся элементах флоэмы табака (*Nicotiana*) обнаружили особые трубочки, представляющие собой глобулярные белки, названные Р-белками. По своим морфологическим особенностям они схожи с микротрубочками. Диаметр трубочки Р-белка в клетках табака достигает 23 нм, в клетках тыквы — 18—23 нм; толщина их стенок составляет 6—7 нм. После завершения дифференцировки ситовидные элементы трубочек Р-белка, не исчезая полностью, распадаются на отдельные исчерченные нити. Подобно микротрубочкам трубочки Р-белка соединены между собой нитевидными перемычками.

Основной функцией микротрубочек является их участие в процессах внутриклеточных перемещений. Как известно, нити митотического веретена, как и фрагмопласт, образованы пучками микротрубочек. В период митоза микротрубочки, принимающие участие в транспорте пузырьков, направляют материал Гольджи к клеточной стенке и в периплазматическое пространство. Кроме того, имеются пузырьки, передвигающиеся к экваториальной плоскости вдоль полярных трубочек; они не тянутся от полюса к полюсу, а находятся в районе, примыкающем к клеточной стенке.

Микротрубочки не содержат нуклеиновых кислот. Они не являются донорами энергии для направленного перемещения. Оче-

видно, участие их в транслокации довольно пассивное и сводится к определению направления, по которому движутся или располагаются органеллы клетки

У растений, по данным Портера (1965), микротрубочки играют весьма активную роль в движении цитоплазмы. Так, у широко распространенного папоротника орляка (*Pteridium aquilinum*) ядра сперматозоидов окружены многослойными структурами (ламеллярное тело), в которых наружный слой состоит из длинных пучков параллельно расположенных микротрубочек; у сперматозоидов хвоста (*Equisetum*) базальные тельца пучка жгутиков также ориентированы вдоль слоя микротрубочек. Движение плазмодия слизевика (*Physarium*) определяется токами жидкой цитоплазмы в трубках более плотной консистенции. Наличие большого числа микротрубочек и у других подвижных систем говорит об участии их в движении цитоплазмы. В то же время движение эктоплазмы, вызывающее формирование псевдоподий, осуществляется более тонкими (диаметром до 8 нм) цитоплазматическими нитями, которые обнаружены в большом количестве во многих клетках.

При эндоцитозе эти цитоплазматические нити образуют круговую систему вокруг впячивания плазмалеммы, способствуя формированию пузырька.

Микротрубочки участвуют в морфогенезе клетки. Поскольку эндоплазма определяет форму клеток, находящиеся в ней микротрубочки служат опорой клетки.

В цитоплазме растущих клеток растений пучки параллельных микротрубочек лежат непосредственно под плазмалеммой. Кроме того, во время митоза в местах смыкания клеточной пластинки с продольными клеточными стенками делящейся клетки возникают кольца из микротрубочек. При этом ориентация микротрубочек соответствует ориентации элементарных фибрилл целлюлозы, синтезирующихся в матриксе клеточной оболочки снаружи от плазмалеммы. Отсюда существует предположение, что микротрубочки предопределяют характер расположения опорных фибрилл в матриксе клеточной оболочки. Возможно также, что микротрубочки участвуют в передвижении клеточных ферментов.

Однако разнообразие функций и размеров микротрубочек, а также их спиральное строение не позволяют отнести их к специализированным органеллам клетки. Они способны функционировать лишь в сочетании с цитоплазмой, находящейся между ними, точно так же, как аппарат Гольджи представляет собой не отдельные цистерны, а их совокупность с разделяющей их цитоплазмой.

Митотическое веретено и фрагмопласт — органеллы, состоящие из микротрубочек, чего нельзя сказать о рыхлой системе параллельных трубочек, находящихся в эктоплазме под плазмалеммой, а также о пучках микротрубочек в перинуклеарном и

периплазматическом пространствах между плазмалеммой и клеточной оболочкой. Следовательно, микротрубочки — не составная часть определенной органеллы, а особый тип морфологически сходных структур.

**Вопросы
для
самопроверки**

1. Каковы физико-химические свойства гялоплазмы?
2. В чем заключается явление экзоцитоза?
3. Опишите структуру и назовите основные функции аппарата Гольджи.
4. Каковы современные представления о структуре и функциях эндоплазматической сети растительной клетки?
5. Каковы структура и химический состав митохондрий? Их роль в процессе метаболизма.
6. В чем сходство и различие хлоропластов и митохондрий?

Клеточное ядро

Интерфазное ядро

Ядро — постоянный и важнейший компонент всех эукариотических клеток. Впервые оно описано в 1833 г. Робертом Броуном, который обнаружил в цитоплазме клеток тычиночных нитей традесканции небольшие округлые образования, названные им *нуклеусами* (лат. *nucleus* — ядро, синонимом которого служит греческий термин «карион»). Впоследствии ядра были описаны во всех клетках высших растений.

Жизненный цикл любой клетки, как правило, складывается из двух фаз: периода покоя (интерфазы) и периода деления, в результате которого образуются две дочерние клетки. Следовательно, с помощью клеточного деления, которому предшествует деление ядра, осуществляется рост отдельных тканей, а также всего организма в целом. В период деления ядро претерпевает ряд сложных упорядоченных изменений, в процессе которых исчезают ядрышко и оболочка ядра, а хроматин конденсируется и образует дискретные, легко идентифицируемые палочковидные тельца, названные *хромосомами*, число которых для клеток каждого вида постоянно. Ядро неделящейся клетки называют *интерфазным*; в этот период обменные процессы в нем проходят наиболее интенсивно.

Основные функции клеточного ядра — сохранение, передача и реализация наследственной информации, а также регуляция большинства функций клетки. В состав ядерного вещества любой клетки входит ДНК, которая служит носителем наследственной информации, передающейся в поколениях. Относительное содержание ДНК в ядре находится в прямой зависимости от степени плоидности организма.

Как правило, клетки растений бывают одноядерными, однако у некоторых низших растений могут преобладать двухядерные

(дикарионы у грибов) и многоядерные клетки. При некоторых патологических состояниях растений число многоядерных клеток и количество ядер в них резко возрастают.

Форма и размеры ядер колеблются не только у различных растений, но также и в отдельных тканях одного и того же растения. Обычно ядра имеют сферическую, реже — удлинённую или чечевицеобразную форму, чаще всего соответствующую форме клетки: в паренхимных клетках они обычно округлые, а в прозенхимных — удлинённые. В процессе жизнедеятельности клетки форма ядра может заметно изменяться. Диаметр ядра у высших растений варьирует от 10 до 30 мкм, у низших он значительно меньше. Исключение составляют ядра ризоидов харовых водорослей (длина 2750 мкм, ширина 6—10 мкм), а также гигантские ядра слизевиков (диаметр 500—600 мкм).

Способность ядра к деформации поразительна. Известны случаи изменения формы ядра вплоть до нитевидной. Именно таким путем ядра дрожжевых грибов проникают через тончайшие каналы в новообразовавшуюся клетку, а ядра базидий через очень узкие стеригмы переходят в базидиоспоры.

Существует закономерность, согласно которой в живых клетках определенному объёму ядра соответствует определенный объём цитоплазмы; при этом в одних видах клеток может преобладать по объёму и массе цитоплазма, в других — ядро. Это соотношение, названное *ядерно-плазменным*, постоянно для данного типа клеток. Указанное равновесие предполагает также определенное соотношение химических веществ в клетке.

Следует отметить, что ядерно-плазменные отношения не всегда стабильны и изменяются в зависимости от возраста клеток и условий среды (температура, освещение, питание и т. п.), а также от воздействия ряда факторов, например ионизирующей радиации.

Расположение ядра в клетке непостоянно. В молодых и эмбриональных клетках оно часто находится в центре. По мере роста клетки и усиления в ней процессов обмена веществ, вызывающих образование нескольких мелких или одной крупной вакуоли, ядро оттесняется к клеточной оболочке. Кроме того, смещение ядра может быть связано с повреждением клетки или ее физиологическими функциями. Однако ядро всегда погружено в цитоплазму и тесно взаимодействует с другими компонентами клетки. Иногда оно обладает способностью активно двигаться.

В неделящейся эукариотической растительной клетке можно выделить следующие компоненты ядра: ядерную мембрану, хроматин, ядрышко (или ядрышки) и кариоплазму, или нуклеоплазму.

В строении ядра находят отражение сложные метаболические процессы, происходящие в клетке в различные периоды ее жизни. Особенно четко видна структура ядерного вещества перед подготовкой ядра к делению и при раздражении клетки.

Ядро растительной клетки отличается от цитоплазмы более плотной консистенцией и большей вязкостью. Плотность его находится в пределах 1,03—1,1. В некоторых клетках вязкость содержимого ядра лишь немного больше, чем у воды; в подобных случаях нуклеоплазма легко вытекает при повреждении его мембраны. Вместе с тем есть ядра, имеющие настолько плотную консистенцию, что их можно извлекать микроиглами с сохранением прижизненной структуры и даже разрезать. Установлено, что вязкость ядра варьирует не только в клетках различных объектов и тканей, но и в различных физиологических состояниях одной и той же клетки. Из всех структур ядра наибольшей плотностью обладает ядрышко, наименьшей — нуклеоплазма. Затруднения, возникающие при изучении ядра живой клетки, связаны с тем, что показатель преломления ядра близок к показателю преломления цитоплазмы (показатели преломления цитоплазмы в клетках волосков традесканции 1,38—1,40, ядра — 1,40—1,42).

Изучение химического состава ядра показало, что 70—96% его массы составляют белки — протеины и протеиды. Общее количество ядерных белков варьирует в клетках различных тканей и в процессе онтогенеза одной и той же клетки. В то же время изменение окраски клеток, а также различия их внутренней структуры обусловлены динамикой качественного состава белков. Среди ядерных белковых комплексов преобладают нуклеопротеиды, в состав которых входят ДНК и РНК. Изотопным методом установлено, что в ядре присутствуют две фракции РНК: хромосомная и ядерная.

Наиболее интенсивно синтез белка идет в интерфазной клетке, когда основная часть хромосомного материала (хроматин) представлена в виде участков рыхло расположенных *фибрилл дезоксирибонуклеопротеида* (ДНП).

Наследственная информация клетки в виде ДНК обычно сосредоточена в хромосомах (хроматине), а РНК — в хроматине, ядрышке, нуклеоплазме, цитоплазме и рибосомах. Содержание ДНК в ядре каждой клетки данного вида есть величина постоянная, не зависящая ни от питания клетки, ни от скорости ее роста, ни от других внешних условий. К моменту деления клетки количество ДНК точно удваивается и после деления вновь снижается до начального уровня. Количество РНК в клетках зависит от скорости роста и интенсивности процесса биосинтеза в них.

ДНК была выделена в 1868 г. швейцарским врачом Мишером. Это вещество, локализованное в ядре и содержащее азот и фосфор, он назвал нуклеином; впоследствии оно было переименовано в дезоксирибонуклеиновую кислоту. В 1914 г. Фельген впервые продемонстрировал цветную реакцию на ДНК, а спустя 10 лет при помощи этой же реакции доказал, что ДНК концентрируется в хромосомах.

В световом, а также в фазово-контрастном микроскопах ядро обычно представляется оптически гомогенным: видны лишь обо-

лочка и одно или несколько ядрышек внутри. Иногда обнаруживаются также гранулы и небольшие глыбки. Реже в неделящихся живых клетках удается наблюдать хромосомы. Тонкая хроматиновая сеть отчетливо выявляется лишь после фиксации и окрашивания клетки основными красителями. Исследования ядра на фиксированных и окрашенных препаратах показали, что его микроскопическое изображение почти не зависит от метода изготовления препаратов. Лучше всего тонкая структура ядра сохраняется при фиксации четырехокисью осмия. Другие общепринятые фиксаторы позволяют различать на препарате ядерную оболочку, ядрышко, хроматиновые структуры в виде глыбок и нитей и неокрашенную массу между ними — нуклеоплазму. Хроматиновые структуры расположены в более жидкой ахроматической среде, они могут быть плотными или рыхлыми, пузыревидными. У некоторых объектов хроматин после фиксации не образует явно выраженной ядерной сети, а концентрируется в ядре в виде крупных глыбок, названных *хромоцентрами*, или *прохромосомами*. В ядрах подобного типа весь хроматин сосредоточен в хромоцентрах.

На рисунке 34 показана ультраструктура интерфазного ядра. На нем видны плотные сплетения хроматина в нуклеоплазме, а также плазмодесмы, проходящие через поры клеточной оболочки.

Ядрышки. Согласно электронно-микроскопическим исследованиям ядрышки лишены какой-либо мембраны. Вещество их в основном состоит из субмикроскопических нитей, называемых *нуклеолонемами* (лат. *nucleolus* — ядрышко и *nema* — нить), и нуклеоплазмы. Нуклеолонемены — постоянный структурный компонент ядрышка. Ядрышки можно наблюдать, применяя специальные методы окрашивания, а также в ядрах некоторых живых клеток при использовании фазово-контрастного микроскопа или темнопольного конденсора.

На электронных микрофотографиях в ядрышках нередко видны две зоны: центральная — гомогенная и периферическая — построенная из гранулированных нитей. Эти гранулы напоминают рибосомы, но отличаются от них меньшей плотностью и величиной.

Ядрышки богаты белками (80—85%) и РНК (около 15%) и служат активными центрами синтеза рибосомальной РНК. В соответствии с этим главной составной частью ядрышка является ядрышковая ДНК, которая принадлежит организатору ядрышек одной из SAT-хромосом (см. с. 80). Содержание РНК заметно колеблется в зависимости от интенсивности обмена веществ в ядре и цитоплазме. Ядрышки не присутствуют в ядре постоянно: они возникают в средней телофазе митоза и исчезают в конце профазы. Полагают, что по мере затухания синтеза РНК в средней профазе происходят разрыхление ядрышка и выход в цитоплазму образовавшихся в нуклеоплазме субчастиц рибосом. При исчезновении ядрышка во время митоза его белки, ДНК и РНК

становятся основой матрикса хромосом, а в дальнейшем из материала старого ядрышка формируется новое. Установлена связь ядрышек с хромосомами, имеющими спутников, поэтому число ядрышек соответствует числу спутничных хромосом.

Нуклеолонемы сохраняются на протяжении всего цикла клеточного деления и в телофазе переходят от хромосом к новому ядрышку.

Ядерная мембрана. Неделашее клеточное ядро заключено в плотную и упругую оболочку, которая растворяется и вновь восстанавливается в процессе деления клетки. Это образование отчетливо видно лишь на некоторых объектах, например, у гигантских ядер слизевых клеток алоэ толщина мембраны достигает 1 мкм. В световом микроскопе структуру ядерной оболочки удается наблюдать лишь у плазмолизированных клеток, фиксированных и окрашенных. Детальное изучение ядерной мембраны

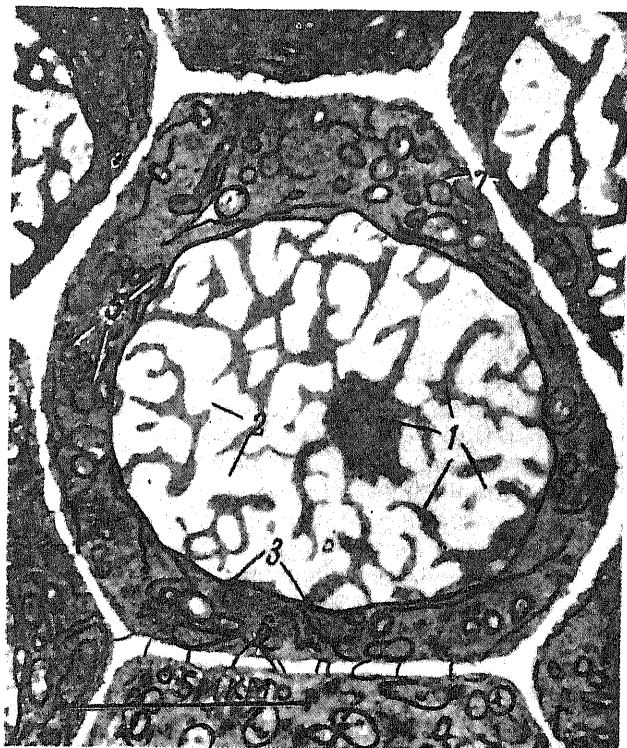


Рис. 34. Электронная микрофотография клетки промеристемы корешка лука, $\times 38000$:

1 — плотные сплетения хроматина, 2 — нуклеоплазма, 3 — ядерная оболочка, 4 — эндоплазматическая сеть, 5 — митохондрия и пластида, 6 — плазмодесма, 7 — клеточная оболочка. По Де Робертису и др.

стало возможным с появлением электронной микроскопии. Исследования показали, что наличие ядерной оболочки характерно для всех эукариотических клеток. Она состоит из двух элементарных мембран толщиной 6—8 нм каждая — внешней и внутренней, между которыми находится *перинуклеарное пространство* шириной от 20 до 60 нм. Оно заполнено *энхилемой* — сывороткообразной жидкостью с низкой электронной плотностью.

Итак, ядерная мембрана представляет собой полый мешок, отделяющий содержимое ядра от цитоплазмы, и состоит из двух слоев: внешний слой ограничивает перинуклеарное пространство снаружи, т. е. со стороны цитоплазмы, внутренний — изнутри, т. е. со стороны ядра. Из всех внутриклеточных мембранных компонентов подобным строением мембран обладают ядро, митохондрии и пластиды. Морфологическое строение каждого слоя такое же, как и внутренних мембран цитоплазмы. Отличительная особенность ядерной оболочки — наличие в ней пор — округлых перфораций, образующихся в местах слияния внешней и внутренней ядерных мембран (рис. 35).

Размеры пор довольно стабильны (30—100 нм в диаметре), в то же время их число изменчиво и зависит от функциональной активности клетки: чем активнее идут в ней синтетические процессы, тем больше пор приходится на единицу поверхности клеточного ядра. Обнаружено, что количество пор увеличивается в период реконструкции и роста ядра, а также при репликации ДНК.

Одно из крупнейших открытий, сделанных с помощью электронной микроскопии, — обнаружение тесной взаимосвязи между ядерной оболочкой и эндоплазматической сетью. Поскольку ядерная оболочка и тяжи эндоплазматической сети во многих местах сообщаются между собой, перинуклеарное пространство должно содержать ту же сывороткообразную жидкость, что и полости между мембранами эндоплазматической сети.

Внешний слой ядерной мембраны отличается некоторыми структурными особенностями, позволяющими отнести его к системе эндоплазматической сети. Например, на поверхности как той, так и другой имеется значительное количество рибосом. Кроме того, по данным многих исследователей, внешняя мембрана ядерной оболочки непосредственно переходит в систему мем-

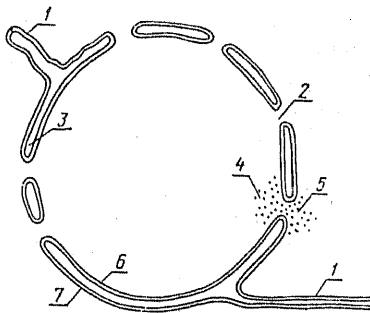


Рис. 35. Схема строения оболочки ядра:

1 — эндоплазматическая сеть, 2 — ядерная пора, 3 — перинуклеарное пространство, 4 — нуклеоплазма, 5 — основная плазма, 6 — внутренняя мембрана, 7 — наружная мембрана. По Фрей-Вислингу.

бран эндоплазматической сети. У большинства растительных и животных объектов внешняя мембрана ядерной оболочки имеет всевозможные выросты и выпячивания в сторону цитоплазмы, напоминающие трубчатые или пузыревидные образования. Степень развития этих структур зависит от типа клетки.

Внутренний слой мембраны ядерной оболочки, лишенный рибосом, не сообщается с мембранами эндоплазматической сети. Вместе с тем он подобно внешнему слою мембраны способен образовывать выросты и выпячивания, направленные либо в сторону нуклеоплазмы, либо в перинуклеарное пространство. Обычно эти образования возникают на участках, расширенных выростами внешнего слоя ядерной мембраны, в результате формируется развитая сеть между цитоплазматическими и ядерными мембранными структурами.

Тесная взаимосвязь между эндоплазматической сетью и ядерной оболочкой подтверждается сходным составом включений эргастической и секреторной природы как в энхилеме перинуклеарного пространства, так и в полостях эндоплазматической сети, а также тем, что после деления ядра ядерная оболочка образуется из цистерн эндоплазматической сети (используются и обрывки старой ядерной оболочки, разрушенной во время деления).

Имеются многочисленные данные, указывающие на существование связи между ядерной оболочкой и другими мембранными элементами цитоплазмы, например мембранами митохондрий и с вакуолями аппарата Гольджи.

При оценке функциональной роли ядерной оболочки большое значение приобретает вопрос о ее проницаемости, обуславливающей обменные процессы между ядром и цитоплазмой в связи с передачей наследственной информации. Для правильного понимания ядерно-цитоплазматических взаимодействий важно знать, насколько ядерная оболочка проницаема для белков и других метаболитов. Опыты показывают, что ядерная оболочка легкопроницаема для относительно крупных молекул. Так, рибонуклеаза — фермент, гидролизующий рибонуклеиновую кислоту без выделения свободной фосфорной кислоты, имеет молекулярную массу около 13 000, очень быстро проникает в ядро. Даже в корешках, фиксированных видоизмененным методом замораживания, можно наблюдать, как окрашивание ядрышек подавляется во всех клетках уже через 1 ч после обработки рибонуклеазой.

В настоящее время получены данные о том, что рибосомальные белки и все белки клеточного ядра попадают в ядро из цитоплазмы, где они синтезируются, через ядерные поры, а мелкие молекулы и ионы просто проходят сквозь ядерную оболочку; из внутреннего пространства эндоплазматической сети они могут переходить прямо в перинуклеарное пространство, а далее активно транспортироваться через внутреннюю ядерную мембрану.

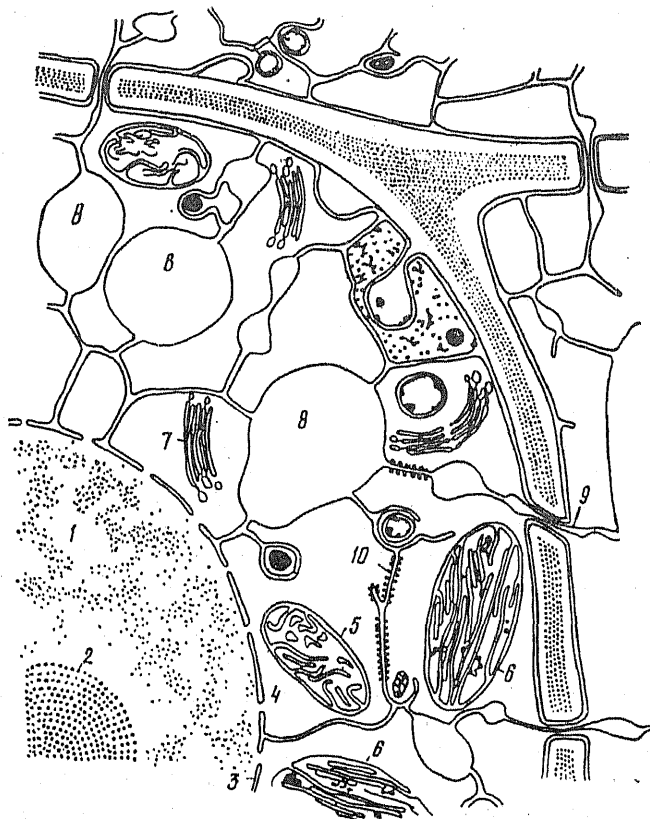


Рис. 36. Схема ультраструктуры растительной клетки и связь между клетками:

1 — ядро, 2 — ядрышко, 3 — ядерная оболочка, 4 — поры, 5 — митохондрии, 6 — пластиды, 7 — аппарат Гольджи, 8 — вакуоль, 9 — плазмодесмы, 10 — эндоплазматическая сеть. По Де Робертису и др.

На рисунке 36 приведена схема, иллюстрирующая тесную связь между ядром и цитоплазмой в период интерфазы, а также связи, существующие между соседними клетками. На нем можно заметить, как внешний слой ядерной оболочки плавно переходит в мембрану эндоплазматической сети, а внутренний тесно контактирует с периферическим хроматином ядра.

У большинства растительных объектов ядерная оболочка разрушается при митозе и снова восстанавливается после деления клетки. Поэтому формирование этой мембраны можно наблюдать в конце каждого митотического деления. По мере конденсации хромосом (в профазе) ядерная оболочка теряет с ними связь, а затем, разрушаясь, постепенно превращается сначала в

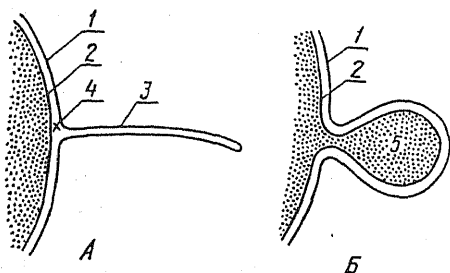


Рис. 37. Производные ядерной оболочки:

1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — эндоплазматическая сеть, 4 — энхилема, 5 — нуклеоплазма.

плоские мембранные вакуоли, а затем в массу мельчайших мембранных пузырьков, скапливающихся вокруг зоны интерфазного ядра. Практически эти пузырьки неотличимы от других пузырьков цитоплазмы. Полагают, что ядерная оболочка не исчезает полностью, а лишь распадается на отдельные фрагменты, остающиеся вокруг зоны, занимаемой хромосомами, в течение

всего периода деления клетки. В конце анафазы, после прекращения продвижения хромосом к противоположным полюсам клетки, мембраны гранулярной эндоплазматической сети, как и пузырьки ядерной мембраны, снова начинают контактировать с поверхностью хромосом. При этом мелкие пузырьки превращаются в плоские вакуоли, со всех сторон обволакивающие деконденсирующиеся хромосомы. Именно из элементов эндоплазматической сети к концу телофазы и формируется новая ядерная оболочка. Поры ядерной мембраны, исчезнувшие в профазе, восстанавливаются на самых ранних этапах реконструкции мембраны.

По данным ряда исследователей, ядерная оболочка образует выросты. Как показано на рисунке 37, выросты могут формироваться либо из наружного слоя ядерной мембраны (А), либо из всей оболочки в целом (Б). В первом случае образуется тяж эндоплазматической сети, полость которого, как и перинуклеарное пространство, заполнена энхилемой; во втором случае (при участии обоих слоев мембраны) формируется зачаток клеточной органеллы, полость которой заполнена нуклеоплазмой. Образование из ядерной оболочки тяжей эндоплазматической сети и зачатков органелл подчеркивает значение ядра.

Хромосомы

Как уже отмечалось, при исследовании клеток после фиксации и окрашивания, а также в некоторых живых растительных клетках внутри клеточного ядра можно обнаружить зоны повышенной плотности, хорошо воспринимающие красители. В 1880 г. этот компонент ядра в связи со способностью к легкому окрашиванию был назван В. Флеммингом *хроматином* (греч. *chroma* — цвет). Отмеченная особенность говорит о кислотных свойствах хроматина, в состав которого входит ДНК в комплексе с

белками. То же самое можно сказать и о хромосомах, наблюдаемых в период митотического деления ядра.

Структура хромосом. В интерфазе хроматин обычно выявляется по периферии ядра растительной клетки или в виде сетчатых тяжей в его внутреннем пространстве. В некоторые периоды он может терять свою компактность, разрыхляться, деконденсироваться, становясь диффузным. В интерфазном ядре при неполном разрыхлении хромосом видны участки конденсированного хроматина. Степень уменьшения плотности хроматина в интерфазе отражает функциональное состояние этой структуры. Максимальная его конденсация приводит к формированию компактных образований, получивших название *митотических хромосом*. Вначале они относительно инертны и отличаются от хроматина прежде всего плотностью упаковки составляющих их элементов.

В интерфазном ядре после деконденсации хромосомы обычно уже не удастся наблюдать как компактные структурные единицы. Однако были найдены объекты (половые хромосомы) и методы (флуоресцентный, автордиографический и др.), позволяющие проводить наблюдения за хромосомами или за их специфическими участками и в неделящемся ядре. Хромосомы сохраняют свою химическую структуру и генетическую индивидуальность в течение всего жизненного цикла клетки, происходит лишь смена двух их физиологических форм: транспортной (во время деления ядра) и функциональной (в промежутках между делениями).

Хромосома — это единая очень длинная компактная нить, в основе своего строения имеющая элементарную хромосомную фибриллу — двухцепочечную спиральную молекулу дезоксирибонуклеопротеида.

На рисунке 38 представлена схема цикла конденсации хромосом.

Во время интерфазы гетерохроматиновые участки находятся в конденсированном состоянии; в начале профазной конденсации хромосом выявляется их хромонемная суборганизация; во время средней профазы идет дальнейшая конденсация хромосом за счет сближения хромонем; в позднюю профазу хромосомы полностью конденсируются и сохраняют сходную плотную упаковку хроматина в метафазе и анафазе; начало телофазы характеризуется деконденсацией хромосом с выявлением их хромонемной структуры, а поздняя телофаза — началом деконденсации хромонем и переходом ядер в новую интерфазу.

Итак, хромосомы — постоянные компоненты ядра, отличающиеся особой структурой, индивидуальностью, функцией и способностью к самовоспроизведению, что обеспечивает их преемственность, а тем самым и передачу наследственной информации от одного поколения растительных и животных организмов к другому.

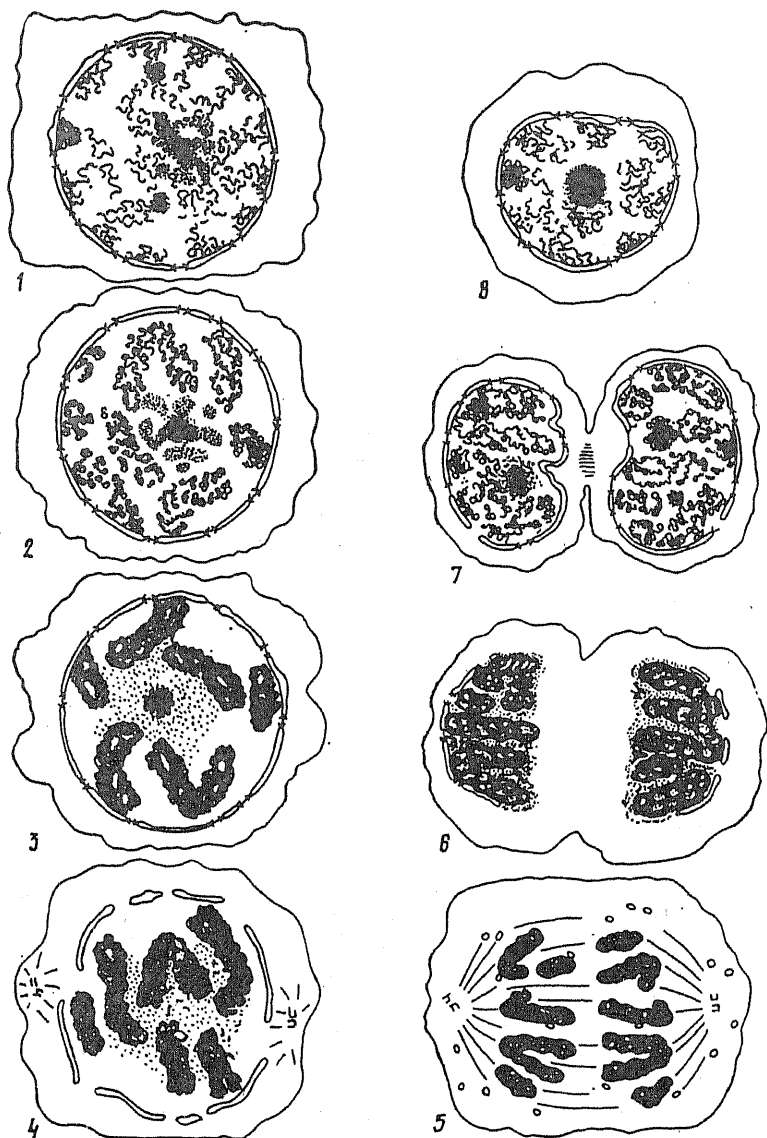


Рис. 38. Схема цикла конденсации хромосом:

1 — интерфаза, 2 — начало профазной конденсации хромосом, 3, 5 — средняя профаза, 4 — поздняя профаза, 6 — начало телофазы, 7 — поздняя телофаза, 8 — переход ядер в новую интерфазу. По Ченцову.

му. Из всех клеточных компонентов, наблюдаемых в период митотического цикла, наиболее тщательно изучены хромосомы. Под световым микроскопом они в это время имеют вид интенсивно окрашенных цилиндрических телец.

Электронная микроскопия внесла лишь немного в эту область цитологических наблюдений, далеко продвинувшихся при расцвете световой микроскопии. Малая эффективность электронной микроскопии в этом случае связана с большими трудностями изучения относительно крупного объекта (хромосом), имеющего трехмерную организацию. Поэтому изучение ультратонких срезов ядер и хромосом сводится к характеристике их отдельных элементов без возможности получения объемного представления о структуре. Кроме того, ядра как весьма хрупкий материал при экспериментах легко меняют свою макромолекулярную структуру и дают различные артефакты.

Хромосомы можно изучать как на срезах тканей, так и на давленных препаратах или мазках. В этом случае тончайшие кусочки меристематической ткани, материнские клетки микроспор или какой-либо другой материал раздавливают между покровным и предметным стеклами, фиксируют и окрашивают уксусным гематоксилином или ацетокармином.

Комплекс хромосом в клетке называют *хромосомным набором*. Различают два типа наборов: гаплоидный и диплоидный. *Гаплоидный*, или моноплоидный, набор, по числу хромосом вдвое меньший диплоидного, обозначают буквой *n*; он типичен для генеративных клеток и гаметофита и встречается в соматических клетках некоторых составляющих исключение организмов. *Диплоидный* (двойной) набор хромосом, состоящий из гаплоидных наборов двух организмов — материнского и отцовского, содержится во всех соматических клетках растений и животных и обозначается *2n*.

Совокупность генов, локализованных в хромосомах гаплоидного набора, называют *геномом*, нередко этим термином обозначают комплекс ядерно-генетических свойств клетки (организма). Число геномов, состоящих из различающихся по форме и величине гомологичных хромосом, можно определять по морфологическим признакам последних. Число хромосом — один из наиболее постоянных признаков при определении таксономического положения видов растений и животных. Закон специфичности числа хромосом был сформулирован впервые Т. Бовери в 1909 г. Начиная с этого времени морфологию хромосом стали использовать наряду с другими признаками в систематике. В некоторых случаях этим методом удавалось разрешить сложные таксономические проблемы.

Число хромосом в соматических клетках различных организмов может варьировать от 2 до 100 и более. В соответствии с этим различают малохромосомные и многохромосомные виды. Так, например, диплоидный набор хромосом у скерды зеленой (*Crepis capillaris*) содержит всего 6 хромосом (3 пары), тогда как у люпина белого (*Lupinus albus*) их 50 (25 пар). Число хро-

мосом определенно у многих видов растений и используется как важный диагностический признак (см. приложение).

Список чисел хромосом составили: Тишлер (1921—1922, 1927, 1931), Ишикава (1916), Гайзер (1926—1934), Вильсон (1925), Сугиура (1936—1940), Мак-Кленг (1940), Бауден (1945), Дарлингтон и Янаки (1946), Дарлингтон (1946) и др. Ботанический институт им. В. Л. Комарова опубликовал справочник «Хромосомные числа цветковых растений».

В соответствии с тем, как изменяется вид, распадаясь в процессе эволюции на новые разновидности, может изменяться и число хромосом в пределах данного вида.

Форма хромосом отличается большим разнообразием и используется для их идентификации. При этом критерием служат наличие и местоположение спутников, относительные размеры хромосом, расположение первичных и вторичных перетяжек и т. п. Правильнее всего определять форму хромосом в период деления ядра — в метафазе и анафазе митоза и мейоза. В это время они имеют вид утолщенных округлых нитей или палочек. Несколько реже они представляют собой короткие и почти равные в длину и ширину образования и еще реже принимают форму замкнутого кольца. Диаметр по длине хромосом варьирует, иногда концы их как бы истончены. Свободные концы хромосом (по-видимому, отличающиеся особыми свойствами) называются *теломерами*; они характеризуются тем, что при распаде хромосом на фрагменты не способны соединяться друг с другом.

Удлиненные (палочковидные или нитевидные) хромосомы могут иметь изгиб, придающий им V-образную форму с равными или неравными плечами, что определяется расположением *первичной*, или *кинетической* (центрической), *перетяжки*. В месте перетяжки структура хромосомы плотная, пластическая, дискообразной формы, делящая хромосому на два плеча и служащая местом прикрепления нитей веретена во время митоза. Это образование получило название *центромеры*, предложенное К. Дарлингтоном в 1937 г. (от лат. *centrum* — центр и греч. *тегос* — часть). Установлено, что центромеры являются одним из центров полимеризации тубулинов; от них отходят пучки микротрубочек митотического веретена, направляющиеся к клеточным центрам — *центросомам* — важнейшим клеточным органеллам, обычно состоящим из двух центральных телец — *центриолой*, окруженных светлой зоной.

Центромеры вместе с хромосомами, ахроматиновыми нитями и центриолями составляют митотический аппарат клетки.

В результате многочисленных исследований было установлено, что центромера занимает в хромосоме совершенно определенное место, поскольку ее функции связаны с движением хромосом в период митоза и мейоза. Чаще всего хромосома имеет только одну центромеру. Подобные хромосомы относятся к

Рис. 39. Схема центromеры:

1 — участок поля с особым циклом деления, 2 — сестринские хромосомы, 3 — центромера, 4 — наружная зона, 5 — средняя зона, 6 — внутренняя зона, 7 — центрическая хромомера.

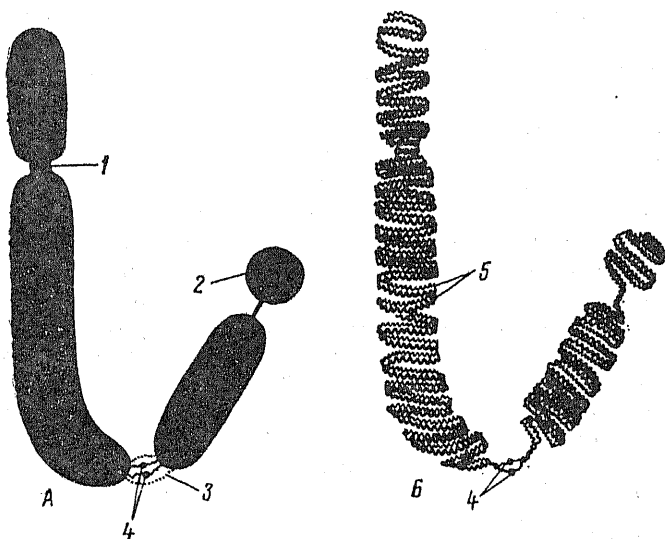
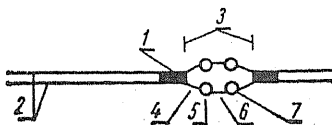


Рис. 40. Схема субметацентрической хромосомы.

А — внешний вид: 1 — вторичная перетяжка, 2 — спутник, 3 — нить веретена, 4 — центромера; Б — внутренняя структура той же хромосомы с двумя хроматидами (5) и большими и мелкими спиралями.

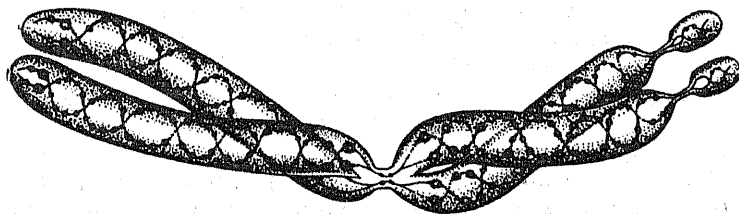


Рис. 41. Общий вид метацентрической хромосомы со спутником, центромерой, первичной и вторичной перетяжками.

группе *моноцентрических*. Хромосомы, имеющие две центромеры, принадлежат к группе *дицентрических*. Встречаются также, хотя и очень редко, хромосомы с несколькими центромерами, как, например, у ожики пурпуровой (*Luzula purpurea*), которые относятся к *полицентрическим*; они прикрепляются к нитям митотического веретена всей своей поверхностью. На рисунке 39 видно, что центромера состоит из трех зон: средняя обуславливает соединение хромосомы с нитями митотического веретена, а боковые скрепляют сестринские хроматиды, составляющие хромосому в метафазе.

В соответствии с местом расположения центромеры были выделены три основные формы хромосом: *acroцентрические* — палочкообразные, у которых центромера сдвинута к одному из концов хромосомы; *submetaцентрические* — отличающиеся плечами неравной длины (рис. 40), т. е. неравноплечие, и *metaцентрические*, с центральной расположенной центромерой (рис. 41).

У некоторых хромосом, кроме первичных, имеются и вторичные перетяжки, наличие и местоположение которых используют при описании морфологии хромосом. Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку, расположенную вблизи их дистального конца и отделяющую небольшой участок, называемый *спутником* (*сателлитом*). Это округлое или несколько удлинненное образование, прикрепленное к хромосоме вторичной перетяжкой, иногда имеющей вид тонкой нити. По диаметру спутник равен хромосоме или несколько меньше ее, но в некоторых случаях он настолько мал, что обнаружить его бывает трудно. Находится спутник всегда на конце хромосомы, представляя собой небольшой хромосомный фрагмент, отделенный от основного тела хромосомы вторичной перетяжкой, следовательно, резкой границы между спутником и собственно хромосомой не существует.

Хромосому, имеющую спутник, называют спутничной хромосомой, или SAT-хромосомой. Этот термин был предложен Хейтцем в 1931 г. и означает *sine acido thymopucleinico* — без нуклеиновой кислоты. Однако это выражение не соответствует действительности, поскольку нить, соединяющая хромосому со спутником, по данным современных исследований, содержит ДНК, как и основное тело хромосомы.

Хромосомные спутники были впервые обнаружены С. Г. Навашинным в 1912 г. у гальтонии (*Galtonia candicans*) в виде небольших округлых телец, прикрепленных к определенным хромосомам. Размеры и форма спутника, а также длина нити, которой он прикреплен, являются постоянным признаком данной хромосомы. Тогда же им было отмечено, что в начале профазы спутничные хромосомы бывают связаны с ядрышком. Точнее, с процессом формирования ядрышек тесно связаны определенные участки спутничных хромосом. Такие специализированные участки получили название *нуклеолярных зон*, или *организаторов ядрышка*. Обычно это нити спутников в местах вторичных перетя-

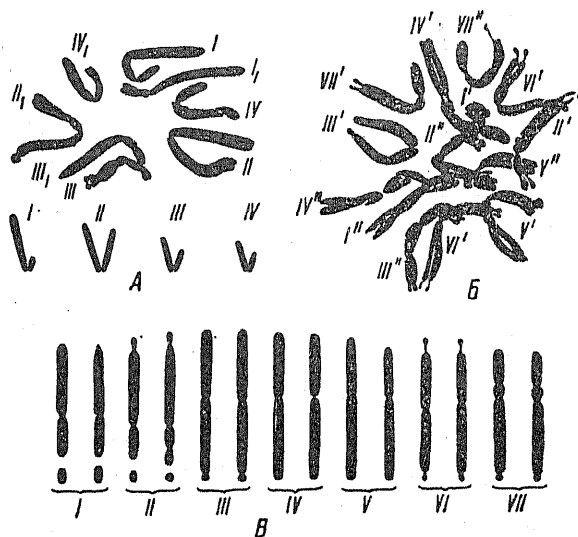


Рис. 42. Кариотип (вверху) и кариограмма (внизу) беллевалии (А) и ячменя (Б, В). Одинаковыми римскими цифрами обозначены гомологичные хромосомы.

жек спутничных хромосом. Нередко в клеточном ядре имеются две хромосомы, отличающиеся от остальных этим особым признаком и вследствие этого именуемые *ядрышковыми хромосомами*.

Следовательно, морфологические особенности хромосомы обусловлены местоположением центромеры (первичной перетяжки), наличием вторичной перетяжки и присутствием спутника. Совокупность всех морфологических признаков (включая и число хромосом), по которым возможна идентификация данного хромосомного набора, называется *кариотипом*, а графическое изображение того или иного кариотипа — *кариограммой*, или *идиограммой* (рис. 42).

Применение разнообразных методов исследований показало, что как в митотической хромосоме, так и в хроматине интерфазного ядра всегда обнаруживаются фибриллярные элементы. Полагают, что степень компактности их укладки может быть разной. Наивысшая плотность упаковки хромосомных фибрилл достигается в митотических хромосомах — наиболее компактных, конденсированных структурах. Воздействуя на изолированные ядра организмов протаминами, гистонами и ионами магния, можно вызвать спирализацию хромосом экспериментальным путем. Аналогичный эффект достигается при снижении рН среды; увеличение рН, наоборот, способствует деспирализации хромосом.

В интерфазе процессу деления ядра предшествует фаза син-

теза — *репликация* ДНК. Репликацией называется процесс удвоения молекулы ДНК. При этом происходит точное удвоение и числа хромосом, в результате чего их количество увеличивается до 4*n*, т. е. становится в два раза больше, чем у исходной диплоидной клетки. Таким образом, в период между делениями ядра из каждой хромосомы в результате идентичного удвоения (репликации ДНК) образуются две лежащие вместе хроматиды.

В определенный период деления ядра (в метафазе) каждая из хроматид, в свою очередь, состоит из двух половинок, называемых *полухроматидами*, или *хромонемами*; каждая хромосома содержит не менее четырех хромонем.

Следовательно, в конце интерфазы каждая хромосома содержит по две хроматиды, состоящие из двух полухроматид (хромонем), из которых одна является исходной, оставшейся от предыдущего деления ядра, а другая — реплицированной (см. с. 85).

Хромосомы дифференцируются на специфические участки — структурные элементы хромонем (наиболее уплотненные участки хромонем) — *хромомеры*, которые в световом микроскопе имеют вид темноокрашенных гранул, располагающихся по длине хромосомы в определенном порядке. Их число, положение и величина в обеих хроматидах одинаковы и для каждой хромосомы относительно постоянны, что наиболее отчетливо выражено в профазе митоза и мейоза, когда хромосомы слабо спирализованы и имеют вид тонких нитей, на которых отчетливо видны хромомеры. Расстояния между хромомерами называются межхромомерными участками.

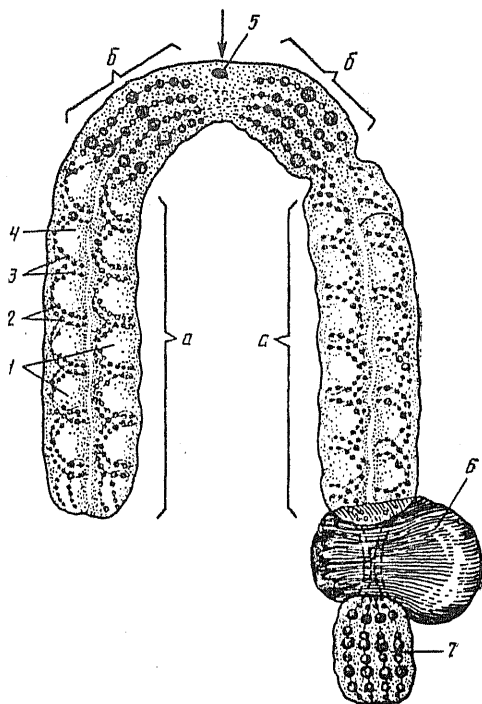
Еще в 1928 г. Хейтц обнаружил, что в интерфазном ядре различные участки хромосом неоднородно окрашиваются основными красителями. Наиболее интенсивно окрашивающиеся участки хромосом были названы *гетерохроматиновыми*, а слабо окрашивающиеся — *эухроматиновыми* (рис. 43).

Гетерохроматиновые участки в интерфазе не деспирализуются и сохраняются в виде *хромоцентров*. Локализация их в различных хромосомах неодинакова. Эухроматиновые участки хромосом во время интерфазы находятся в деспирализованном состоянии и вновь спирализуются в профазе следующего деления. Поскольку эти участки содержат основной комплекс генов, их считают активными зонами хромосом.

Молекулярное строение ДНК гетерохроматиновых участков хромосом более лабильно по сравнению со строением ДНК эухроматиновых участков; гетерохроматиновые участки не содержат генов, контролирующих развитие признаков организмов, а оказывают влияние лишь на количественное их проявление. Поскольку гетерохроматиновые участки в генетическом отношении инертны, потеря их не отражается на функционировании клетки.

Рис. 43. Схема строения хромосомы (а—эухроматинные и б—гетерохроматинные участки):

1 — две хроматиды, 2 — две хромомеры, 3 — хромомеры, 4 — матрикс, 5 — первичная (кинетическая) перетяжка с центромерой, 6 — ядрышко, 7 — спутник хромосомы. По Рысу.



При воздействии различными химическими реактивами хромосомы разрываются именно в этих местах.

Биохимический состав хромосом. Для изучения химического состава хромосом пользуются различными способами. Наиболее распространенными из них являются окраска специфическими красителями, исследование спектров поглощения в ультрафиолетовых лучах, автордиография (включение меченых изотопов в состав хромосом), а также биохимические анализы ядер и выделенных из них компонентов. Согласно биохимическим исследованиям хромосомы состоят преимущественно из ДНК (около 40%) и гистонов (40%) — белков основного характера с высоким содержанием аргинина и лизина. Второй компонент, часто называемый *нуклеогистоном*, является наиболее постоянной частью химического состава хромосом. Кроме того, в их состав входят РНК и негистоновые (остаточные) белки (20%). Негистоновые хромосомные белки — это главным образом кислые белки. Существует больше ста, вероятно несколько сотен, таких белков. К ним относятся белки, ответственные за движение хромосом (актин, миозин, тубулин), ферменты синтеза РНК и ДНК (полимеразы), а также, вероятно, белки, регулирующие активность отдельных генов. Комплексы РНК и негистоновых белков лабильны, тогда как содержание ДНК в хромосомах в пределах вида — относительно постоянная величина.

Хромосомы способны к репликации при полном сохранении своих специфических особенностей. Репликация ДНК в разных клетках осуществляется в различные периоды интерфазы, причем длительность ее колеблется в широких пределах. Автордиографическими исследованиями с H^3 -тимидином было показано,

что репликация ДНК в отдельных хромосомах и различных сегментах хромосом совершается асинхронно.

ДНК по своей природе — биологический полимер, отличающийся высокой молекулярной массой и сложной линейной структурой. Макромолекула ДНК представляет собой длинную неразветвленную цепь, остов которой состоит из чередующихся мономерных единиц — дезоксирибонуклеотидов. Нуклеотиды построены из трех компонентов: пуринового или пиримидинового основания, пентозного сахара (дезоксирибоза) и фосфатных групп. Универсально распространенные азотистые основания, которых в молекуле ДНК обычно бывает четыре, следующие: *аденин* и *гуанин* (производные пурина), *цитозин* и *тимин* (производные пиримидина). Для простоты их обозначают соответственно буквами А, Г, Ц и Т. Согласно модели Уотсона и Крика (1953) молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, образованных большим числом соединенных между собой нуклеотидов. Связь между ними в цепи ДНК осуществляется в результате образования фосфатного мостика между гидроксилами соседних дезоксирибозных остатков, к которым в качестве боковых радикалов присоединены азотистые основания. Сахара и фосфатные группы во всех нуклеиновых кислотах одинаковы, тогда как основания, соединенные водородными связями, меняются, причем аденин всегда присоединяется к тимину, а гуанин — к цитозину. Несмотря на то что в молекуле ДНК имеется только четыре азотистых основания, число их возможных комбинаций огромно. К примеру, участок нити ДНК фаговой частицы содержит 200 000 нуклеотидов; у высших растений это число, по-видимому, еще больше.

Итак, молекула ДНК образована двумя полинуклеотидными нитями, объединенными в двойную цепь (рис. 44). Они соединены между собой таким образом, что каждое пуриновое основание нуклеотида одной нити присоединяется к пиримидиновому основанию другой, благодаря чему обе нити ДНК взаимно дополняют друг друга, т. е. они *комплементарны*. Следовательно, если допустить, что какой-то сегмент одной из нитей имеет строение, соответствующее обозначениям ГГАТЦТТАЦАТ, то сегмент двойной цепи будет иметь состав

Г	Г	А	Т	Ц	Т	Т	А	Ц	А	Т
Ц	Ц	Т	А	Г	А	А	Т	Г	Т	А

На модели Уотсона — Крика по вертикали — две фосфатно-дезоксирибозные нити; горизонтальные линии — пары азотистых оснований, связывающие эти нити. Комплементарное строение обеих нитей обеспечивает точную их репликацию (рис. 45). На схеме воспроизведения хромосом можно видеть, что после расхождения нитей двойной цепи они дополняются за счет свободных оснований, причем каждая группа Г присоединяет к себе группу Ц, а каждая группа А — группу Т и т. д.

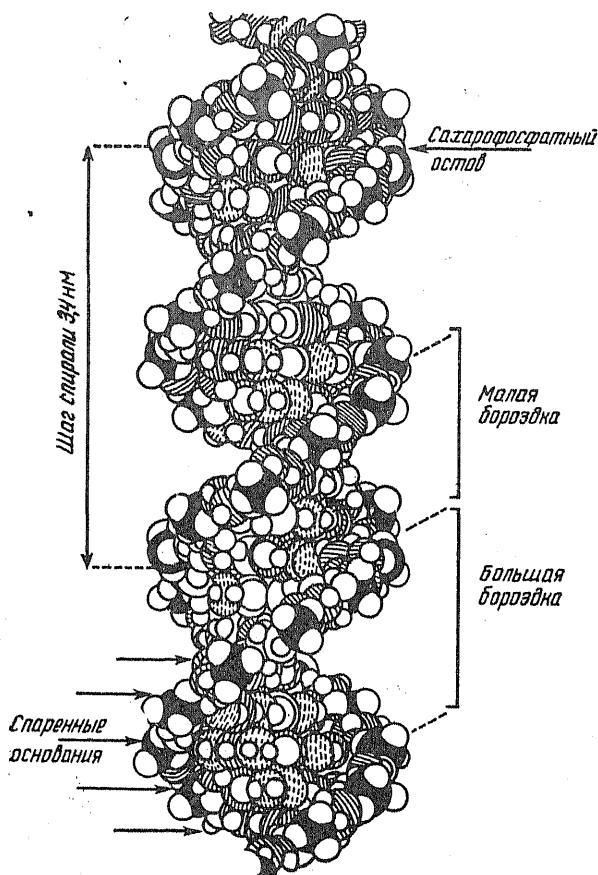


Рис. 44. Структура двухцепочечной молекулы ДНК. По Бостону, Саммелю.

Таким образом, репликация молекулы ДНК обусловлена разрывом водородных связей между полинуклеотидными цепями и освобождением пуриновых и пиримидиновых оснований. При этом две полинуклеотидные цепи расходятся и присоединяют из окружающей среды свободные основания, в результате чего возникают новые полинуклеотидные цепи по типу уже имеющихся.

Удвоение молекулы ДНК было подтверждено при изучении деления ядер в пылевых зернах лилии и традесканции, а также в корешках вики при помощи изотопных методов. Биохимические анализы клеток растительных и животных организмов с применением меченого фосфора ^{32}P показали, что заново формируется лишь одна половина ДНК, другая же сохраняется от предыдущего деления.

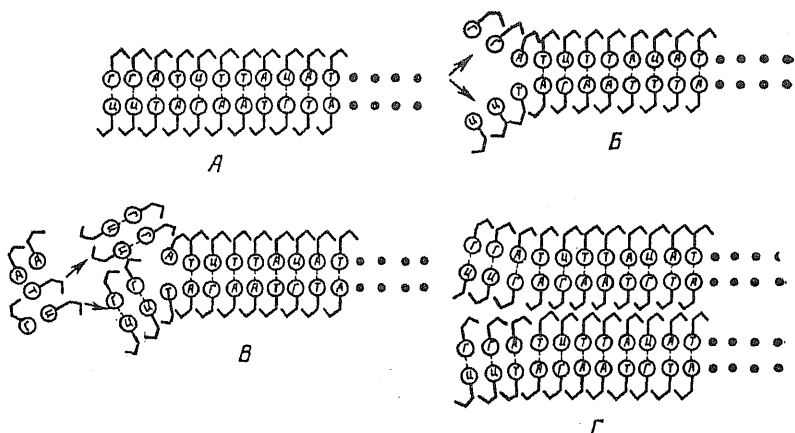


Рис. 45. Репликация молекулы ДНК:

А — первичная (вверху) и комплементарная нити; Б — расхождение нитей; В — начало удвоения (слева — свободные нуклеотиды); Г — завершение удвоения.

Данные рентгеноструктурного и химического анализа ДНК легли в основу общепринятой в настоящее время модели вторичной (пространственной) структуры ДНК, предложенной Уотсоном и Криком, а именно двойной спирали ДНК. Согласно этой модели ДНК имеет вид двойной спирали, состоящей из противоположно направленных полинуклеотидных цепей (одна $5' \rightarrow 3'$ и другая $3' \rightarrow 5'$), которые удерживаются вместе водородными связями (рис. 46). Внешнюю сторону спирали образует сахаро-фосфатный остов. Разделение цепей возможно лишь при раскручивании спирали. Азотистые основания лежат в плоскости, перпендикулярной продольной оси спирали, и располагаются одно

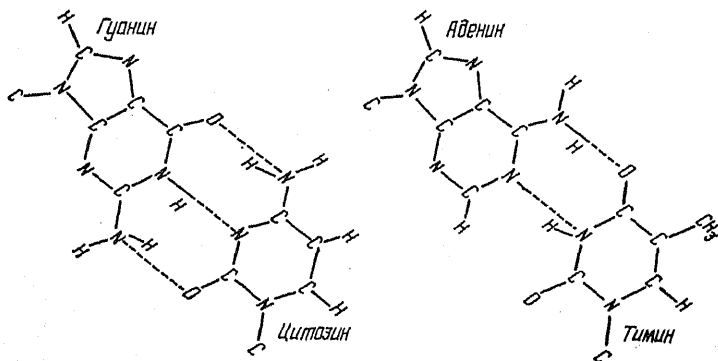


Рис. 46. Водородные связи в парах оснований аденин — тимин. По Уотсону и Крику.

под другим на расстоянии 0,34 нм друг от друга. По модели 10 пар оснований составляют один полный виток спирали с шагом 3,4 нм. Из подобной вторичной структуры ДНК следует, что для сохранения пространственной конфигурации молекулы аденин всегда должен спариваться с тиминном, а цитозин — с гуанином. Этим объясняется равное содержание пуриновых и пиримидиновых оснований, а также то, что отношение А : Т равно отношению Г : Ц и оба они равны 1. В то же время так называемое *соотношение оснований* $\frac{A+T}{G+C}$ видоспецифично.

Основательным аргументом в пользу двуспиральной структуры ДНК являются исследования по изучению формы и размеров молекулы, а также кривые титрования, показывающие, что основания связаны водородными связями. Данные инфракрасной спектроскопии растворов ДНК также указывают на то, что молекулы ее имеют конфигурацию двойной спирали.

Имеется множество непосредственных наблюдений, говорящих о том, что тело хромосомы состоит не из одной, а из двух или более взаимно спирализованных продольных единиц. Таким образом, в основу гипотезы о многонитчатой (полинемной) структуре хромосом положены исследования, проведенные, как правило, с помощью светового микроскопа, при которых было обнаружено, что на всех стадиях митотического цикла в теле хромосом имеется несколько хромонем, тесно сближенных между собой. Отмечено также, что после особой обработки в составе хромосом можно отчетливо видеть четыре хромосомные нити. Эта точка зрения получила подтверждение и при электронно-микроскопических исследованиях. Таким образом, сторонники полинемной гипотезы пришли к выводу, что метафазная хромосома образована двумя хроматидами, каждая из которых содержит две полухроматиды, которые, в свою очередь, состоят из двух субфибрилл (рис. 47). Наконец, эти субфибриллы образованы двумя нуклеогистонными молекулами. В результате каждая хромосома состоит не менее чем из 32 элементарных нитей дезоксирибонуклеопротеида (ДНП), спирально упакованных в митотической хромосоме. Следует также отметить, что эти представления о многонитчатости хромосом сложились при изучении бо-

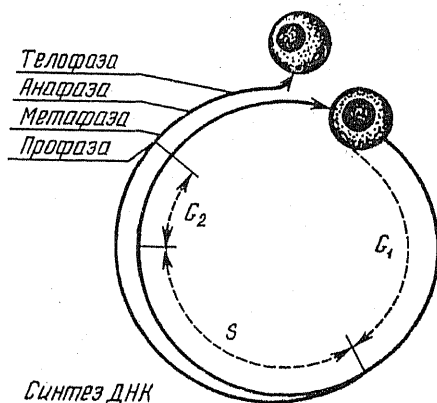


Рис. 47. Цикл ДНК в делящейся клетке: G_1 — пресинтетический период; S — синтетический период; G_2 — постсинтетический (или премитотический) период.

танических объектов с крупными хромосомами (лук, лилия, бобы, пион, традесканция). Сторонники полинемной организации хромосом отмечают также, что на молекулярном уровне хромосомы представляют собой пучок фибрилл, число которых всегда бывает кратно двум (2, 4, 8, 16 и т. д.). По их представлениям, фибриллы хромосом состоят из молекул ДНК, последовательно образующих взаимосвязанную систему. Однако на основании этих данных характер молекулярной организации хромосомных фибрилл нельзя считать полностью разрешенным. В частности, система многонитчатой организации хромосом не дает объяснений процессам мутагенеза и кроссинговера, а также некоторым вопросам, касающимся строения хромосом в целом.

Возникла гипотеза об унinemном (однонитчатом) строении, согласно которой анафазная хромосома (хроматида) образована длинной непрерывной нитью ДНП, заключающей в себе одну молекулу или цепь молекул ДНК. В поддержку этой гипотезы высказывается целый ряд авторов, утверждающих, что по длине хромосомы (до ее удвоения) располагается только одна структурная единица или же несколько единиц, сцепленных конец к концу (Тейлор и др., 1963). Сторонники однонитчатой (унinemной) структуры хромосом пользуются материалами морфологических, генетических и функциональных исследований; в пользу их гипотезы говорят данные о линейном расположении генов вдоль хромосом, подтверждаемые при кроссинговере, а также сведения о точечных мутациях и т. п. Между тем сторонники многонитчатости (полинемности) хромосом используют данные морфологических наблюдений (с помощью светового и электронного микроскопов) за поведением хромосом в период митоза, не согласующимся с концепцией Тейлора.

В результате столь противоречивых данных до настоящего времени так и не установлена единая точка зрения по вопросу об организации хромосомы как единицы функционирования, обмена и переноса генетического материала. Тем не менее следует отметить, что хотя бы для ряда объектов унinemная гипотеза строения хромосом является доказанной. Не исключена возможность существования нескольких разных принципов структурной организации хромосом эукариотических организмов.

Политенные хромосомы (от греч. *poly* — много и *tenia* — нить). Политенные хромосомы, отличающиеся исключительно крупными размерами, нередко обнаруживаются в интерфазных ядрах клеток слюнных желез двукрылых, реже — в ядрах растительных клеток. Они состоят из большого числа хроматид, нередко превышающего тысячу.

Политенные хромосомы возникают в результате *эндорепликации* (по сравнению с эндомитозом это еще более редуцированный процесс деления), при которой вновь образующиеся хроматиды не расходятся, хотя их количество (и соответственно коли-

чество ДНК) значительно увеличивается. Политенные хромосомы достигают 100—250 мкм (до 0,5 мм) в длину и 15—25 мкм в ширину. Они имеют вид длинных лент с отчетливыми поперечными полосами, образованными дисками, состоящими из продольно соединенных между собой хромомер. Диски окрашиваются более интенсивно по сравнению с соседними междисковыми участками. Однако на определенных фазах развития некоторые диски приобретают вид рыхлых набухших вздутий, получивших название «пуфы» (кольца Бальбиани). Пуфы формируются из одного диска и одного или двух соседних междисковых участков. В этих местах политенные хромосомы теряют дискоидное строение и набухают, образуя вздутия, содержащие РНК.

Политенные хромосомы представляют собой чрезвычайно удобный объект для физико-химического, субмикроскопического и даже для ультрамикроскопического изучения хромосом.

Политенные хромосомы были открыты Бальбиани в 1881 г., но их значение было оценено лишь 50 лет спустя благодаря трудам Пойнтера, Хейтца, Бауэра, Кинга, Беамса, Бриджиса и др. Значение политенных хромосом определяется тем, что расположение дисков и их число строго постоянны и характерны для данного вида и что перестройки хромосом, приводящие к изменению числа и расположения дисков, могут коррелировать с теми или иными изменениями фенотипа. Полагают, что диски являются цитологическим проявлением индивидуальных генов.

Итак, гигантские политенные хромосомы представляют собой комплексы, состоящие из большого числа пучков хроматид и возникшие в результате их многократной репликации (удвоения) без последующего деления. Такие хромосомы остаются в той или иной степени деспирализованными.

Политения обнаружена в семяпочках покрытосеменных растений. Политенные хромосомы найдены и изучаются в ядрах эндосперма, синергид и антипод представителей различных семейств растений. Они описаны в ядрах эндосперма некоторых видов семейства *Poaceae* (*Zea mays*, *Hordeum vulgare*), в эндосперме и синергидах рода *Allium* семейства *Liliaceae*, в эндосперме и клейких волосках завязи *Bryonia dioica* семейства *Cucurbitaceae*, а также в подвесках представителей семейства *Fabaceae* (род *Phaseolus*).

У нас и за рубежом проведены обстоятельные исследования политении в ядрах антипод семейств *Parvaceae*, *Ranunculaceae* и *Poaceae*. Детальные исследования Е. В. Ивановской строения политенных хромосом в антиподах двух видов пшеницы *Triticum durum* ($n=14$) и *T. aestivum* ($n=21$) выявили конечную дифференцировку антипод пшеницы — гаметофитной ткани, сопровождающуюся политенизацией хромосом. По ее данным, политенизация хромосом начинается за двое суток до цветения, протекая несинхронно во всех клетках антипод и относительно

синхронно во всех хромосомах ядра одной клетки. В это время в завязях с развитой антиподиальной тканью можно видеть различные формы организации хромонем в хромосомах: петли, тяжи и веерообразные участки. Очевидно, эти деспирализованные фрагменты представляют собой функционально активные участки хромонем. При отсутствии оплодотворения наблюдаются лизис антипод и «расплывание» хромосом, в результате чего последние превращаются как бы в оплавленную сферу; число таких сфер в ядре соответствует числу хромосом в клетках данной ткани. Оплодотворение прекращает процесс политеннизации и стимулирует образование ядрышка. По мнению Е. В. Ивановской, одной из функций антипод злаков является синтез морфогенетических веществ, продуцируемых с помощью политенных хромосом.

По современным представлениям политенные хромосомы разных тканей и неодинакового возраста содержат эухроматиновые диски, заметно отличающиеся друг от друга по образованию в некоторых из них колец Бальбиани. После, а иногда и до образования этих вздутых содержание ДНК в дисках значительно повышается. В отдельных случаях вздутия могут исчезать. Параллельно проводившиеся цитологические и цитогенетические исследования показали, что, поскольку вздутия политенных хромосом возникают не во всех органах, генетическая активность отдельных тканей разнородна. Установлено, что эухроматин дисков состоит из ДНК, связанной с гистонами, тогда как светлые междисковые участки лишены ДНК и содержат белки типа глобулинов. Предполагают, что гетерохроматин содержит нуклеиновые кислоты обоих типов. Прицентромерный хроматин во всех политенных хромосомах конденсирован в крупные спирали.

**Вопросы
для**

самопроверки

1. В чем отличие ядра эукариотических клеток от нуклеоида прокариот?
2. Каковы роль, значение и функции клеточного ядра?
3. Что такое ядерно-плазменные отношения в клетке?
4. Что известно о ДНК и РНК клеточного ядра?
5. На какие группы делятся хромосомы по расположению центромеры?
6. Каковы основания для создания гипотезы о полинемной структуре хромосом?
7. В каких органах и тканях покрытосеменных растений были обнаружены политенные хромосомы?

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

МИТОЗ

Клетки различных тканей и органов растений отличаются неодинаковой способностью к делению. Существуют регулярно обновляющиеся ткани, клетки которых постоянно делятся, как, например, меристема, камбий, а также клетки, возобновляющие деление при регенерации. Наряду с этим существуют специализированные, хорошо дифференцированные клетки, полностью потерявшие способность делиться.

Деление клеточного ядра у растительных объектов впервые было обнаружено И. Д. Чистяковым в 1874 г. при изучении развития спор плауна и хвоща. В 1878 г., по предложению В. Шлейхера, деление ядра получило название *кариокинез* (от греч. *карюн* — ядро и *kinesis* — деление). Несколько позже, в 1882 г., В. Флеммингом было дано подробное описание процесса деления ядра, приводящего к образованию двух ядер, под названием *митоз* (греч. *mitos* — нитка).

Обычно вслед за делением ядра происходит деление клетки, сопровождающееся образованием новой клеточной стенки: эта фаза деления клетки получила название *цитокинез*. Увеличение числа клеток — их размножение осуществляется только за счет деления исходной клетки, чему предшествует воспроизведение генетического материала хромосом.

В процессе деления клетка создает себе подобные как по строению, так и по функциям.

Эукариотические клетки одноклеточных и многоклеточных организмов вступают в процесс деления после ряда подготовительных этапов, происходящих в ядре и цитоплазме интерфазной клетки. Биологический смысл митоза заключается в равномерном распределении наследственного материала, содержащегося в хромосомах, между вновь возникающими клетками. Необходимым условием осуществления митоза является не только присутствие особых структурных единиц — хромосом, обладающих способностью к репликации, но и наличие митотического аппарата, обеспечивающего передвижение хромосом к полюсам клетки. Весь комплекс процессов, в результате которых из одной клетки образуются две новые, принято называть *митотическим циклом*. Следовательно, митотический цикл по времени длится от конца одного до начала другого деления клетки.

Отдельные периоды митотического цикла различаются между собой по общему содержанию в клетках белков, ДНК, РНК, а также по интенсивности их синтеза. Время прохождения митотического цикла характерно для разных типов клеток, но зависит и от условий внешней среды.



Иван Дмитриевич Чистяков
(1843—1877).

Интерфаза митотического цикла (рис. 47). Она состоит из трех периодов: *пресинтетического* (G_1), когда осуществляются синтез специфических белков и другие процессы, подготавливающие клетку к синтезу ДНК; *синтетического* (S), когда синтезируется ДНК; и *постсинтетического*, или *премитотического* (G_2). В интерфазу, когда идут процессы, подготавливающие клетку к митозу, происходит репликация хромосом и накопление энергии, необходимой для прохождения деления клетки (периоды S и G_2). Синтез ДНК осуществляется в течение всего S -периода.

Необходимо различать две категории процессов: с одной стороны, процессы, происходящие на молекулярном уровне и подготавливающие клетку к делению, во время которых происходит репликация хромосом; с другой — собственно процесс деления — митоз, во время которого хромосомы распределяются между дочерними клетками.

При изучении ультраструктурных изменений хроматина в течение жизненного цикла клеток в корешках лука-татарки (*Allium fistulosum*) обнаруживаются четкие различия между ядрами, находящимися в периодах G_1 и G_2 ; кроме того, по размерам и тимидиновой метке из массы ядер удастся выделить ядра в S -периоде. В G_1 -периоде в ядрах клеток корешка лука отчетливо видны нити конденсированного хроматина (хромомемы) непостоянной толщины (в среднем 0,25 мкм) и протяженности, а также пристенные крупные теломерные хромоцентры; в ядрах, где осуществляется синтез ДНК, заметно сильное разрыхление нитчатых хромомем. У изучаемого ими объекта в постсинтетический период толщина хроматиновых нитей возросла до 0,3—0,35 мкм, а величина периферических хромоцентров увеличилась вдвое. Далее в ядрах выявлялась препрофазная организация хроматина, приводящая к формированию митотических хромосом. По мнению авторов, при синтезе ДНК происходит уменьшение числа зон конденсированного хроматина, вновь возрастающего в постсинтетическом периоде, что, по-видимому, связано с переходом клетки к митозу.

Аналогичные сведения содержатся и в работах зарубежных цитологов, по сообщениям которых при переходе от G_1 -периода к S -периоду в большинстве растительных клеток с хромомемной

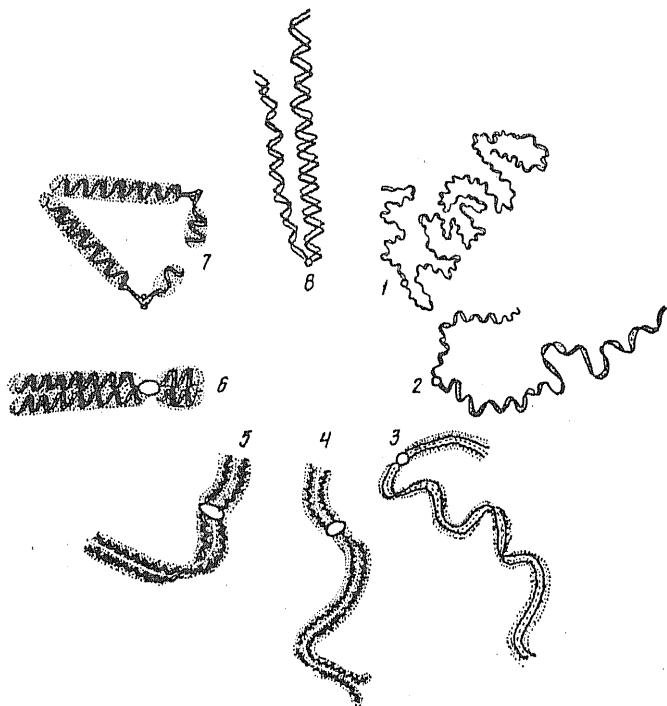


Рис. 48. Схема цикла спирализации хромосом во время митоза:

1 — интерфаза с остаточной спиралью и суперспиралями, 2—4 — профазы с остаточной спиралью, 5 — прометафаза (каждая хроматида состоит из двух хромонем), 6 — метафаза (хромонемы с крупными и мелкими витками), 7 — анафаза, 8 — телофаза (центромеры на схеме изображены кружками).

структурой наблюдаются заметные утолщения конденсированных сегментов хроматина. В то же время в клетках меристемы корешка скерды в S-периоде была обнаружена максимальная дезагрегация хроматина.

В процессе уплотнения хроматина и формирования хромосом число контактов хроматиновых нитей с ядерной оболочкой заметно сокращается, хотя структура оболочки пока еще не претерпевает особых изменений и поры видны четко. В ядрышке обычно незаметно каких-либо изменений.

Митотический процесс осуществляется в ряде этапов, или фаз, качественно различающихся между собой (рис. 48). Каждая предыдущая фаза подготавливает переход к следующей; если для прохождения той или иной фазы не имеется соответствующих условий, течение митоза нарушается, что сказывается на последующем развитии клетки.

Удвоение количества ДНК — обязательное условие, предшествующее клеточному делению. При этом одна цепь двойной

спирали служит матрицей, определяющей линейное расположение нуклеотидов другой цепи, синтезируемой в результате специфического спаривания комплементарных оснований путем образования водородных связей. Очевидно, накопление энергии для прохождения митоза происходит за счет АТФ и других макроэргических соединений.

По данным Мэзия (1963), выявлена следующая степень чувствительности митоза к отсутствию кислорода в клетках корешков гороха: при минимальных концентрациях кислорода (0,0005%) уже начавшееся деление клетки продолжается, тогда как при его отсутствии митоз полностью прекращается.

Продолжительность интерфазы в растительных и животных клетках колеблется от 10 до 20 ч. Собственно митоз осуществляется примерно в течение 1—2 ч и более, когда ядро претерпевает ряд сложных, но достаточно хорошо различимых изменений, заключающихся в формировании хромосом, а затем в их распределении между дочерними клетками.

На основании проведенных исследований митоз подразделяют на три периода: *реорганизация профазы*, при которой в интерфазном ядре происходят распад клеточных структур (ядрышка, ядерной оболочки) и синтез структурных элементов хромосом и митотического аппарата; *деление и движение*, при которых осуществляются метафаза и анафаза; *реконструкция*, при которой стадия телофазы завершается делением клетки — *цитокинезом*, или *цитотомией*.

Движущая сила в процессе деления клетки — *клеточный центр*, расположенный в интерфазе чаще всего в центральной части клетки, вблизи ядра. Он принимает активное участие в митотическом делении, входя в состав ахроматинового (делительного) аппарата и определяя полюса делящейся клетки. Клеточный центр, являющийся одной из важнейших органелл клетки, состоит из одного или двух самореплицирующихся образований, называемых *центриолями*.

Центриоли — цитоплазматические органеллы, пока обнаруженные лишь в клетках животных и некоторых низших растений. Они представляют собой центры, от которых во время митоза звездообразно расходятся нити веретена. Установлено, что в каждом центре имеются две центриоли, образующие *диплолему*, обычно видимую еще в интерфазе. Клеточный центр, входящий в состав митотического аппарата, наиболее развит в период митоза.

В связи с малыми размерами центриолей их трудно наблюдать прижизненно (*in vivo*). Под световым микроскопом на фиксированных и окрашенных препаратах делящихся клеток они обычно окружены светлой зоной, получившей название *центросомы*. Электронно-микроскопические исследования этой зоны не обнаружили в ней ни эндоплазматической сети, ни рибосом, ни каких-либо других клеточных органелл. Непосредственно за

центросомой располагается более плотная зона — *центросфера*, от которой отходят лучи *звезды*, или *астросферы*.

Современные исследования позволили создать правильное представление о морфологической структуре и размерах центриоль. Их поперечный срез напоминает зубчатое колесо, состоящее из 9 тройных трубочек (триплетов), расположенных по кругу. В продольном сечении они представляют собой полый цилиндр, стенки которого состоят из 27 микротрубочек, лежащих параллельно оси по окружности полого цилиндра. Вторая центриоль диплономы расположена под прямым углом к первой, они четко разделены и никогда не соприкасаются друг с другом.

По современным представлениям, клеточный центр — самовоспроизводящаяся система, репродукция которой всегда предшествует репродукции хромосом, вследствие чего ее можно рассматривать как первый акт клеточного деления.

Собственно митоз. *Митотический аппарат*, под которым понимают всю совокупность структур, составляющих ахроматическую фигуру митоза (астросфера, окружающая центриоль, и *митотическое веретено*, или *веретено деления*), не является постоянной органеллой клетки. Он формируется в поздней профазе или в ранней метафазе. При подготовке к делению клетка обеспечивает синтез основной массы веществ, идущих на построение митотического аппарата, занимающих значительную часть делящейся клетки, а также богатых энергией и регулирующих деятельность веретена.

В поляризованном свете митотическое веретено обнаруживает положительное двойное лучепреломление, которое в обводненной живой клетке проявляется сильнее, чем в обезвоженной, фиксированной или заключенной в бальзам. Между тем собственное двойное лучепреломление вещества является постоянной величиной, не зависящей от показателя преломления окружающей среды (показатель преломления воды 1,33, канадского бальзама 1,54). Следовательно, двойное лучепреломление митотического веретена вызывается параллельно расположенными ультраструктурными элементами анизодиаметрической формы, такими, например, как палочки или ламеллы. Подобная оптическая анизотропия получила название *структурированного двойного лучепреломления*.

Исследование митотического веретена показало, что оно состоит из слабо окрашивающихся белковых нитей двух типов. Одни из них идут от одного полюса делящейся клетки к другому, соединяя таким образом центриоли двух клеточных центров; другие ахроматиновые нити (называемые иногда хроматиновыми) соединяют центриоли с центромерами хромосом. Эти нити способствуют перемещению хромосом к полюсам клетки в анафазе. При изучении нитей митотического веретена в электронном микроскопе наблюдают волокнистые элементы, построенные из пучков микротрубочек (рис. 49). Микротрубочки состоят из ту-

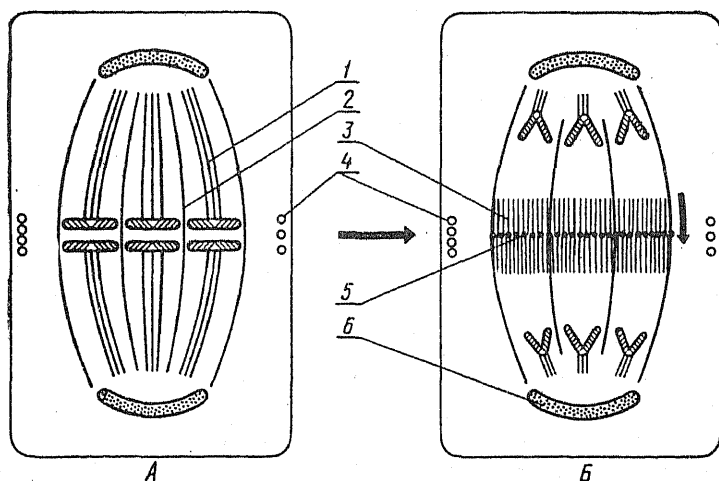


Рис. 49. Система микротрубочек, принимающих участие в митозе растительных клеток.

А — метафаза; Б — анафаза: 1 — микротрубочки веретена, 2 — микротрубочки, соединяющие полюса (позднее в растущих клетках пластинка сдвигает эти элементы к периферии веретена), 3 — микротрубочки фрагмопласта; 4 — кортикальное кольцо, состоящее из микротрубочек, вокруг будущей экваториальной пластинки, 5 — пузырьки Гольджи, 6 — полярный колпачок.

булина. Каждая микротрубочка имеет диаметр 24 нм, длина ее обычно несколько микрометров.

На рисунке 50 представлен процесс изменения ядра при митозе в клетках корешков алоэ. Весь цикл деления клетки подразделяется на профазу, метафазу, анафазу, телофазу и цитокинез. Границы между этими фазами провести крайне трудно, поскольку митоз представляет собой единый процесс, в ходе которого смена фаз осуществляется постепенно.

В профазу ядра входят после G_2 -периода интерфазы; после репликации ДНК в S-периоде они содержат удвоенное ее количество по сравнению с исходным в G_1 -периоде.

Ранняя профазу характеризуется особыми физико-химическими изменениями цитоплазмы, в результате которых содержимое клетки становится более вязким, сильнее преломляющим свет. Хромосомы имеют вид тонких, продольно закрученных нитей, составленных из двух половинок — хроматид, тесно сближенных между собой по всей длине. Уже на этой стадии можно обнаружить центромеры в виде небольших округлых светлых зон, которые по мере утолщения хромосом становятся все более заметными, постепенно превращаясь в первичные перетяжки хромосом. По-видимому, центромерам принадлежит значительная роль в процессе движения хромосом и поддержании связи с полюсами клетки. В начале профазы хромосомы равномерно распределены по всему ядру, затем они перемещаются к его пери-

ферии, что предшествует разрушению ядерной оболочки, т. е. окончанию стадии профазы. К этому времени постепенно исчезает и ядрышко.

Прометафаза характеризуется разрушением ядерной оболочки и смещением нуклеоплазмы с цитоплазмой. При этом в центре клетки образуется более жидкая зона, из которой хромосомы устремляются к экватору. Образуется аппарат веретена с двумя полюсами.

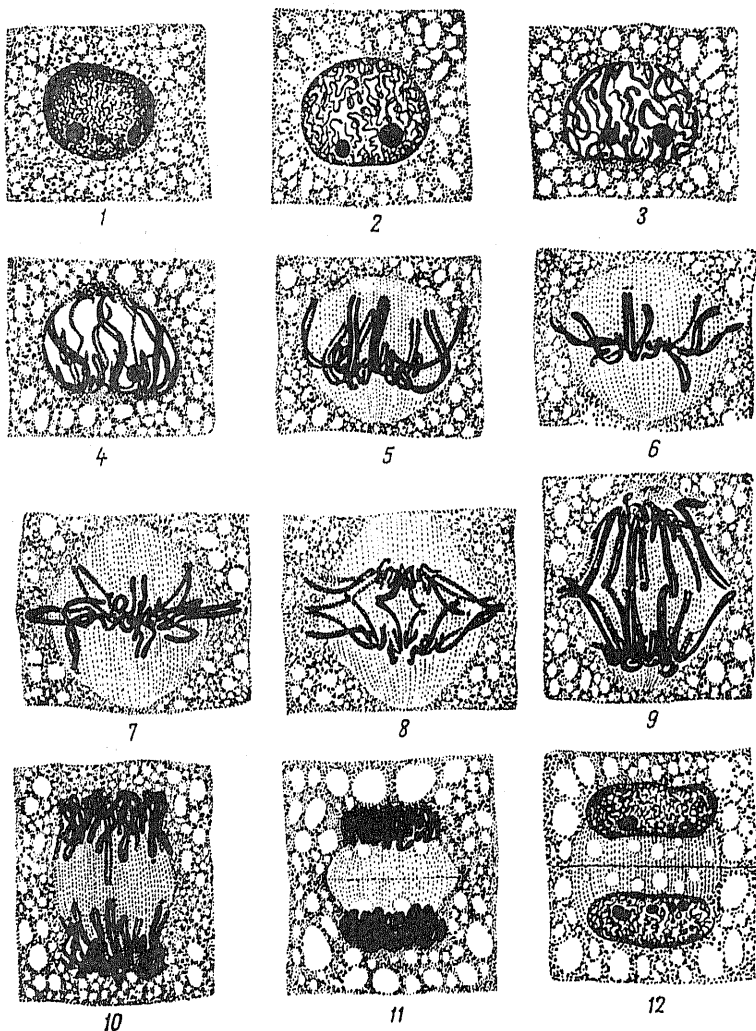


Рис. 50. Митоз в клетках корешка алоэ:

1 — интерфазное ядро, 2—4 — профазы, 5—7 — метафазы, 8—10 — анафазы, 11 — телофаза, 12 — цитокinesis. По Каусману.

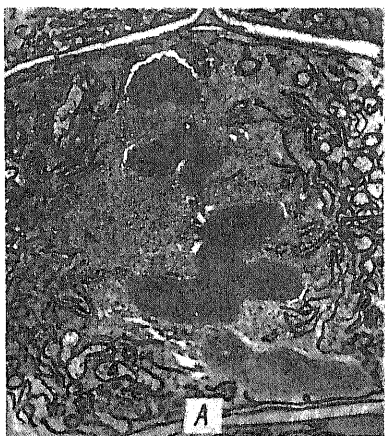


Рис. 51. Электронные микрофотографии клетки лука во время деления:

А — стадия метафазы (хромосомы сосредоточены на экваторе веретена, мембраны эндоплазматической сети — на периферии клетки); Б — стадия анафазы. По Портеру.

Метафаза. Процесс спирализации хромосом продолжается до стадии метафазы, при которой укорочение хромосом достигает максимума (см. рис. 48). Началом метафазы принято считать период, во время которого хромосомы приближаются к экватору клетки. Конфигурация, образуемая ими при этом, была названа *экваториальной пластинкой*. Отличительная особенность метафазы — определенное расположение центромер в одной плоскости строго посередине между полюсами. Конфигурация метафазной пластинки зависит от типа клетки. Более мелкие хромосомы обычно находятся в центре пластинки, крупные — по периферии. В этот период митоза каждая хромосома состоит из двух максимально укороченных хроматид, между которыми имеется продольная щель. В этой фазе обычно подсчитывают число хромосом, а также изучают их морфологическую структуру.

Хромосомы в метафазе располагаются перпендикулярно нитям веретена, на равном расстоянии от обоих полюсов, а их центромеры находятся в экваториальной плоскости, в то время как остальные участки хромосом могут помещаться и вне ее.

Экваториальное расположение хромосом в метафазе определяется равнодействием обоих полюсов. Метафаза является как бы паузой в митозе, поскольку в этот период митотический аппарат находится в относительном покое (рис. 51). Пути, по которым хромосомы будут передвигаться в метафазе, отчетливо обозначены хромосомными нитями веретена, соединяющими хромосомы с полюсами деления.

Продолжительность метафазы в разных клетках заметно варьирует. Поздняя метафаза, во время которой дочерние хроматиды начинают разъединяться, переходит в раннюю анафазу.

Анафаза наступает вследствие нарушения в равновесии сил, существовавшем в метафазе до деления центромер, скреплявших хроматиды. Весь смысл митотического деления заключается в закономерно протекающем удвоении хромосом и их равномерном распределении между двумя образующимися дочерними клетками.

В период ранней анафазы деление центромер осуществляется совершенно синхронно во всех хромосомах данной клетки, после чего хроматиды (теперь их можно именовать дочерними хромосомами) отталкиваются друг от друга и расходятся от экватора к полюсам. При этом в первую очередь отталкиваются центромерные участки хромосом, после чего расходятся к полюсам и сами хроматиды — дочерние хромосомы.

Благодаря развитию и успехам электронной микроскопии, применению электрокиноъемок, а также усовершенствованию методов исследования живых клеток удалось точно установить пути и скорость передвижения дочерних хромосом в анафазе. Путь, по которому перемещаются хромосомы, в масштабе клетки довольно значителен — от 5 до 25 мкм при скорости примерно от 0,2 до 5 мкм/мин. Эту скорость движения хромосом в анафазе по сравнению с другими видами биологических движений следует считать небольшой, поскольку гранулы, увлекаемые током цитоплазмы в растительной клетке, движутся со скоростью 250—300 мкм/мин. На рисунке 52 видны пути, по которым центромеры хромосом проходят в течение метафазы.

Мы не будем касаться причин, вызывающих расхождение хромосом от экватора к полюсам, поскольку мнения по этому вопросу весьма разноречивы. В общем, процессы, происходящие в анафазе, следует отнести к двум различным типам движения — к расхождению в разные стороны полюсов деления и движению самих хромосом к этим полюсам.

Для нормального завершения анафазы необходимо, чтобы все хромосомы собрались у полюсов и, кроме того, чтобы две дочерние хромосомы не оказались у одного и того же полюса. К концу анафазы веретено на экваторе уплотняется и принимает боченкообразную форму, образуя *фрагмопласт*.

Как только заканчивается перемещение дочерних хромосом от экватора к полюсам, наступает телофаза.

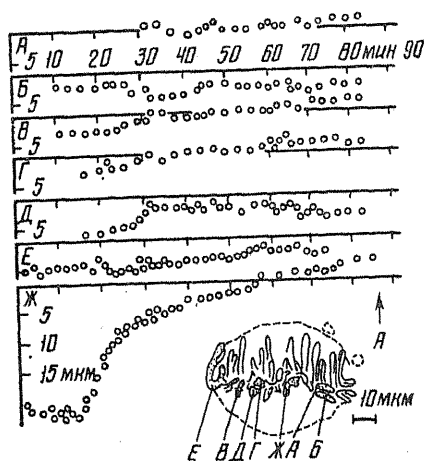


Рис. 52. Колебательные движения центромер в течение метафазы в эндосперме *Naemanthus* (горизонтальные линии обозначают положение экватора), каждый ряд точек соответствует последовательным положениям одной центромеры, нанесенной на график по данным микрокинофильма. А—Ж — хромосомы и графики их движения. Хромосома Ж задержалась у одного полюса и в конце концов движется к экватору, остальные совершают колебательные движения.

В телофазу хромосомы постепенно деспирализуются, формируются новые дочерние ядра. Собственно процесс деспирализации начинается еще в ранней телофазе, когда на полюсах образуются две компактные группы хромосом. Далее хромосомы постепенно утрачивают четкость контуров. При этом их эухроматиновые участки полностью деспирализуются, а гетерохроматиновые, сохраняя слабую спирализацию, участвуют в формировании хромоцентров. Одновременно с деспирализацией происходит образование оболочки у вновь возникших дочерних ядер в результате скопления цистерн эндоплазматической сети вокруг хромосом. Процесс реконструкции дочерних ядер как бы повторяет ход профазы в обратном порядке.

В конце телофазы из ядрышкового организатора, или SAT-зоны, формируется одно или несколько ядрышек. Число их у каждого типа клеток — величина постоянная.

Изменения, происходящие в обеих клетках, осуществляются синхронно. Процесс разрушения веретена деления на полюсах сопровождается уплотнением его нитей в экваториальной зоне, где формируется новая плазматическая мембрана из фрагмента, делящая материнскую клетку пополам (рис. 53, 54).

Описание митоза, сделанное после исследования клетки с помощью светового микроскопа, может быть дополнено наблюдениями ультраструктуры ядра под электронным микроскопом. Согласно электронной микроскопии первые изменения структуры ядра осуществляются уже в ранней профазе. При этом в процессы перестройки ядра последовательно вовлекаются все его компоненты. Первоначальные изменения проявляются в конденсировании хроматина во всем объеме ядра. По мере нарастания этого процесса возникают митотические хромосомы с максимальной плотностью упаковки в них фибрилл дезоксиинуклеопротеида.

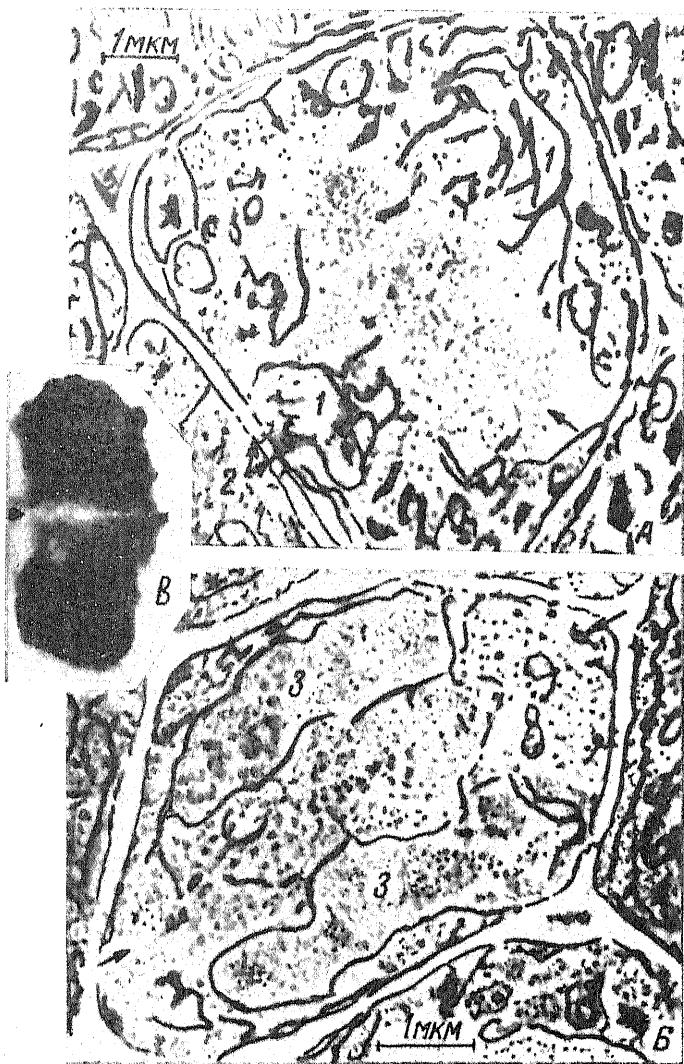


Рис. 53. Цитокинез.

А — электронная микрофотография клетки нектарника живучки (хорошо заметны метафазная пластинка и концентрация элементов эндоплазматической сети на полюсах), В — то же, но ядро в стадии телофазы (стрелками показано начало образования клеточной пластинки в экваториальной плоскости), В — телофаза деления ядра в клетке корня нарцисса: 1 — эндоплазматическая сеть, 2 — плазмодесма, 3 — ядро. По Эсау.

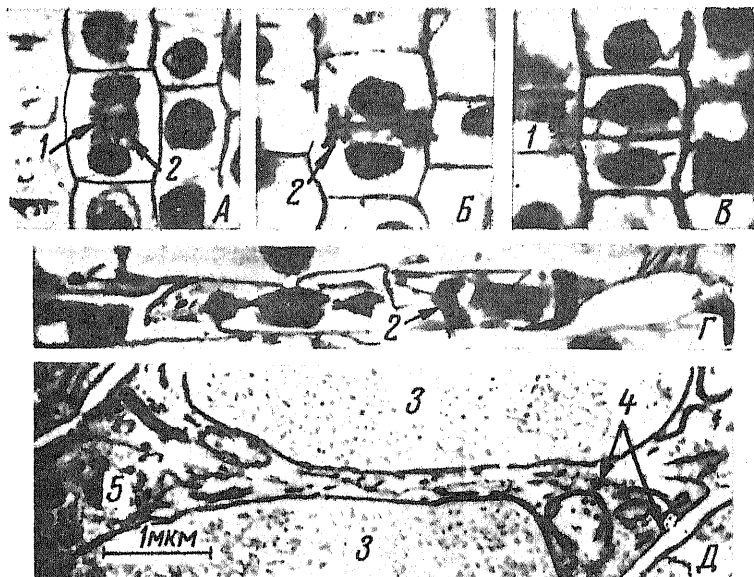


Рис. 54. Три последовательные фазы цитокинеза.

А, Б, В — в клетках корня *Allium* ($\times 760$), Г — цитокинез в клетках листа *Nicotiana*, Д — в клетках нектарника *Ajuga* (стрелки указывают на новую клеточную перегородку): 1 — клеточная пластинка, 2 — фрагмопласт, 3 — ядро, 4 — плазмалемма, 5 — диктиосома. По Эсау.

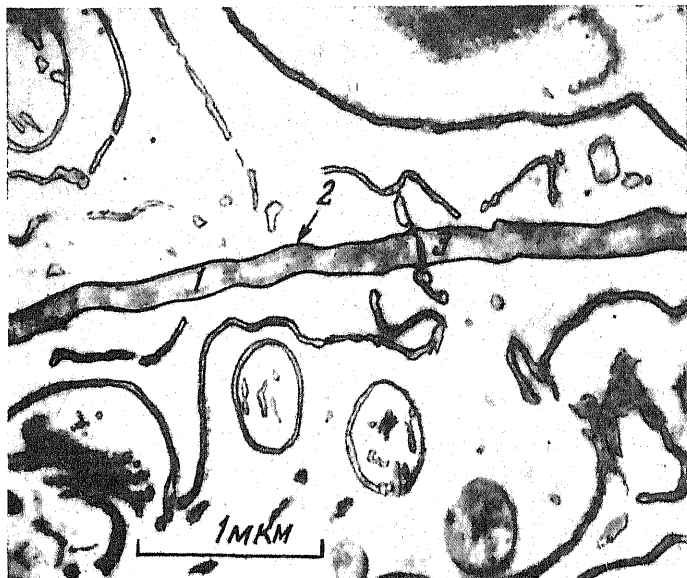


Рис. 55. Меристематическая клетка корня пшеницы:

1 — пектоцеллюлозная мембрана, 2 — липопротеидная мембрана, 3 — плазмодесма. По Салаеву.

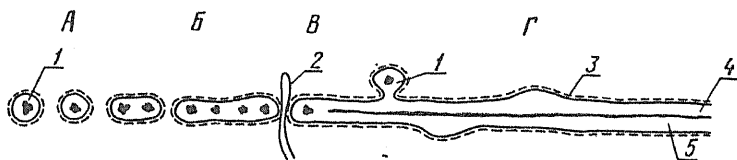


Рис. 56. Схематическое изображение последовательности событий, приводящих к созданию новой клеточной оболочки после митоза:

А — пузырьки Гольджи (1) с мембранами Гольджи и электронно-плотной сердцевиной выстраиваются в ряд; Б — сливаются в экваториальной плоскости клетки; В — тяж эндоплазматической сети (2) на месте образования будущей плазмодесмы; Г — возникшая клеточная оболочка растет в толщину путем латерального присоединения дополнительных пузырьков Гольджи. Электронно-плотный материал формирует срединную пластинку (5), разделяющую две первичные оболочки (4). Мембраны пузырьков Гольджи образуют новую плазмалемму (3).

Новообразование клеточной оболочки, формирующейся в цитоплазме между двумя телофазными ядрами — перпендикулярно митотическому веретену, по данным электронной микроскопии (рис. 55), происходит вследствие слияния особых капель; рост ее центробежно (у некоторых растений в обратном направлении) продолжается до тех пор, пока она не достигнет продольных стенок материнской клетки. Предшественниками этих капель являются субмикроскопические пузырьки Гольджи, сливающиеся между собой в экваториальной плоскости. Между пузырьками располагаются тяжи эндоплазматической сети, впоследствии обеспечивающие контакт между двумя дочерними клетками. Тут же образуется и система *плазмодесм*, пронизывающих клеточные стенки.

В результате роста клеточной перегородки дочерние клетки оказываются разобщенными срединной пластинкой — будущей клеточной оболочкой.

На рисунке 56 схематично представлен процесс образования новой клеточной оболочки после митоза. Утолщение срединной пластинки осуществляется благодаря присоединению к ней с обеих сторон новых пузырьков Гольджи, вследствие чего молодая клеточная оболочка приобретает бугристую поверхность и превращается в так называемую первичную оболочку. Это вновь возникшее трехслойное образование состоит из изотропного геля, гемицеллюлоз и пектиновых веществ. Так образуется матрикс клеточной оболочки, представляющий собой аморфную пластичную массу сильно гидратированных углеводов.

После завершения формирования структуры первичной оболочки в ее пластичном матриксе появляются элементарные фибриллы целлюлозы, придающие ей эластичность, прочность и анизотропность (рис. 57). По своим физическим свойствам целлюлоза — гидрофильный коллоид. Рентгеноструктурные исследования показали, что молекулы целлюлозы, получившие название *микрофибриллы*, собраны в нитевидные субмикроскопические

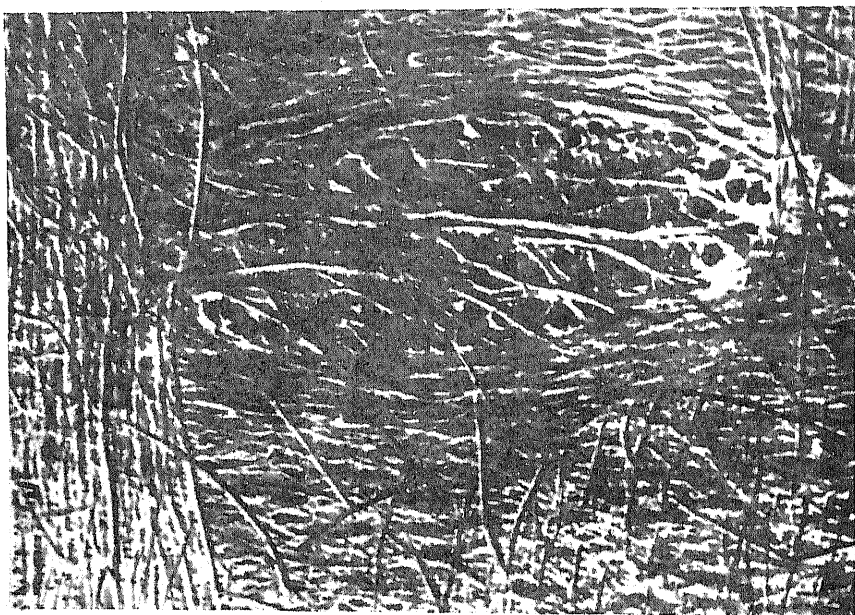


Рис. 57. Участок оболочки клетки coleoptиле овса ($\times 15000$). Переход первичной оболочки с беспорядочными расположениями микрофибрилл ко вторичной оболочке с параллельным их расположением. В центре — овальная замыкающая пленка поры с отверстием многочисленных плазмодесменных канальцев. По Бамеру.

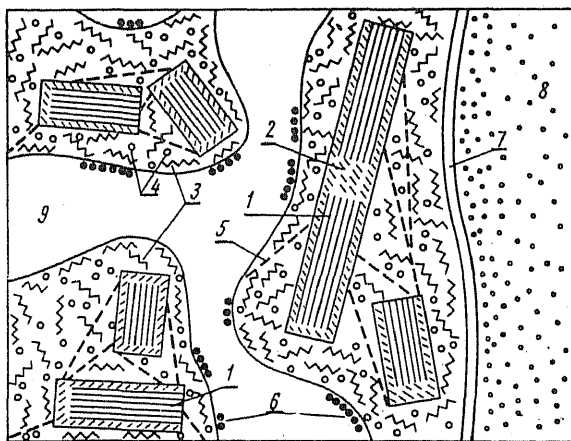


Рис. 58. Схема строения пектоцеллюлозной клеточной оболочки:

1 — микрофибриллы высокоупорядоченные, 2 — менее упорядоченные, 3 — гемицеллюлоза, 4 — пектиновые вещества, 5 — структурные белки, 6 — ферменты; 7 — плазматическая мембрана, 8 — гиалоплазма, 9 — свободное пространство.

структуры, в которых они образуют строго ориентированные пучки — кристаллические зоны, чередующиеся с аморфными участками, где молекулы целлюлозы не упорядочены.

На рисунке 58 изображены поперечный срез пектоцеллюлозной клеточной стенки, а также часть цитоплазмы. Видна сеть перерезанных в различных направлениях, свободно лежащих микрофибрилл, состоящих из высокоупорядоченных (1) и менее упорядоченных (2) кристаллических участков целлюлозы; последние расположены по периферии микрофибрилл, вдоль них. Микрофибриллы погружены в аморфный матрикс, состоящий из гемицеллюлоз (3), пектиновых веществ (4), структурных (5) и ферментативных (6) белков. За аморфным матриксом находится свободное пространство (9). В первой части схемы двумя параллельными линиями показан поперечный срез через плазматическую мембрану клетки (7), отделяющую гиалоплазму (8) от клеточной оболочки.

Вторичные слои оболочки состоят из плотно сомкнутых микрофибрилл, расположенных либо параллельно длинной оси клетки, либо по спирали. Диаметр микрофибрилл, меняющийся в зависимости от типа ткани, обычно остается постоянным в процессе онтогенеза клетки, но оболочка в зависимости от выполняемых функций претерпевает ряд глубоких физико-химических превращений, которые определяют характер ее дифференциации (см. с. 17).

Следует отметить, что аппарат Гольджи участвует лишь в построении пластического материала клеточной оболочки, скелетный же остов ее формируется плазмалеммой, которая является ничем иным, как слоем слившихся мембран пузырьков Гольджи.

Как видно из электронных микрофотографий, рост клеточной оболочки происходит благодаря выделению содержимого пузырьков Гольджи в периплазматическое пространство и слиянию их мембран с плазмалеммой. Дальнейший рост клеточной оболочки осуществляется путем ее растяжения — *интусусцепции*.

В дифференцирующихся клетках камбия пузырьки Гольджи, приближаясь к поверхности клетки, укрупняются и, образуя выпячивания, захватывают гиалоплазму для растяжения клеточной оболочки и одновременного увеличения поверхности плазмалеммы.

Этот процесс переноса матрикса цитоплазмы, ограниченный определенными участками, происходит с исключительной быстротой путем экзоцитоза. При этом локальный рост путем интусусцепции легче всего наблюдать на удлиняющихся клетках, которые, не делясь, растут апикально, например, на корневых волосках, пыльцевых трубках, ризоидах и т. п.

Митоз является завершающим этапом в цепи процессов, составляющих в совокупности митотический цикл.

Мейоз

Мейоз (греч. *meiosis* — уменьшение, редукция) — это особая разновидность митоза, приводящего к образованию генеративных клеток. Во время мейоза число хромосом уменьшается вдвое, превращаясь из диплоидного в гаплоидное. Как правило, мейоз, или мейотическое деление (ранее называвшееся редукционным), осуществляется в результате двух друг за другом следующих делений ядра: первого и второго, часто обозначаемых римскими цифрами (I и II) (рис. 59).

Типы мейоза. В зависимости от характера жизненного цикла организмов выделены три типа мейотического деления: зиготный, гаметный и промежуточный.

Зиготный тип мейоза отличается тем, что мейотическое деление происходит непосредственно после оплодотворения, т. е. в зиготе; характерен для аскомицетов, базидиомицетов, некоторых водорослей, споровиков и других организмов, у которых в жизненном цикле преобладает гаплоидная фаза, в то время как диплоидная весьма коротка.

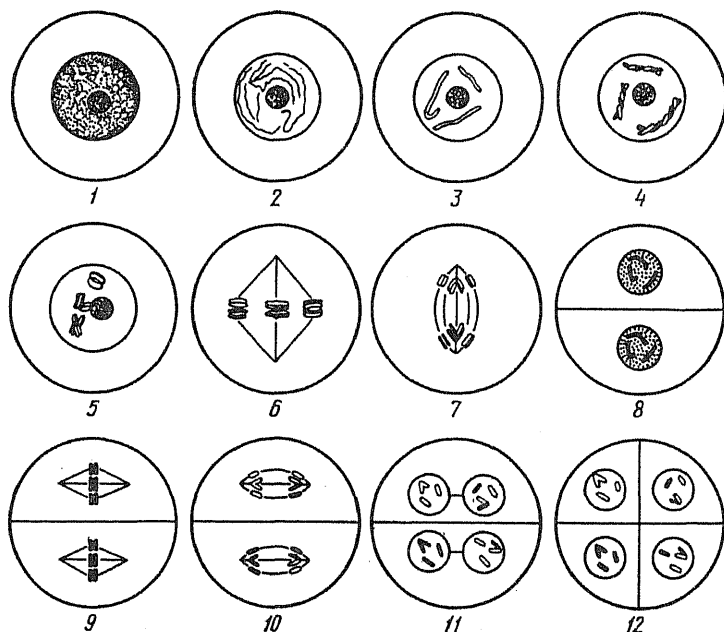


Рис. 59. Схема мейоза у покрытосеменных растений:

1 — интерфазное ядро, 2 — лептомема, 3 — зигонема, 4 — пахинема-стрепсинема, 5 — диакинез, 6 — метафаза I, 7 — анафаза I, 8 — интеркинез, 9 — метафаза II, 10 — анафаза II, 11 — телофаза II, 12 — образование тетрады (четырёх гаплоидных клеток — микроспор и макроспор). По Атабековой.

Гаметный тип мейоза характерен для организмов с преобладанием диплоидной фазы в жизненном цикле. Мейотическое деление происходит при развитии генеративных органов — гаметангиев; встречается среди простейших и низших растений, например у тех зеленых водорослей, которые размножаются только половым путем.

Промежуточный тип мейоза наблюдается у организмов в период между прохождением стадий спорозита и гаметофита. В данном случае формирование мужских и женских половых клеток происходит в органах размножения диплоидного организма — в материнских клетках микроспор пыльников и материнских клетках макроспор — семязпочках (рис. 60, 61). Промежуточный тип мейоза отличается от гаметного тем, что после мейоза гаплоидные клетки еще несколько раз делятся митотически в редуцированной гаплофазе. Встречается у высших растений.

Продолжительность гаплофазы и диплофазы в разных систематических группах растений бывает различной, в то время как процессы, непосредственно связанные с образованием гамет (мейотическое деление), исключительно сходны между собой.

Мейотический цикл. Мейотическое деление осуществляется в клетках с диплоидным набором хромосом, возникшим в результате оплодотворения, откуда следует, что каждая хромосома в них имеет своего гомолога. При этом совмещаются процессы, обеспечивающие, с одной стороны, превращение диплоидного ядра ($2n$) в гаплоидное (n), с другой — рекомбинации генетического материала, обмен участками между гомологичными хромосомами (кроссинговер).

Как уже отмечалось, мейоз состоит из двух циклов клеточного деления: первого, приводящего к уменьшению числа хромосом вдвое, и второго, идущего по типу обычного митоза.

Первое мейотическое деление. Оно характеризуется длительной *профазой*, которая условно подразделяется на пять стадий: *лептонема* — стадия тонких нитей, *зигонема* — стадия сливающихся нитей, *пахинема* — стадия толстых нитей, *диplotонема* — стадия двойных нитей, *диакинез* — стадия обособленных двойных нитей.

Лептонема морфологически напоминает раннюю профазу митоза. В ранней лептонеме выявляются отдельные сильно деспирализованные хромосомы, имеющие вид тонких длинных нитей, четко отделенных одна от другой. В это время в клетках малохромосомных объектов можно даже подсчитать число нитей, соответствующих диплоидному числу хромосом. На протяжении этой стадии хромосомы ориентируются своими теломерами в сторону центриоли, затем намечается тенденция к их параллельному расположению. Между лептонемой и следующей за ней зигонемой часто наблюдается особая промежуточная фаза, называемая *синансисом*, характеризующаяся сжатием нитей и образованием

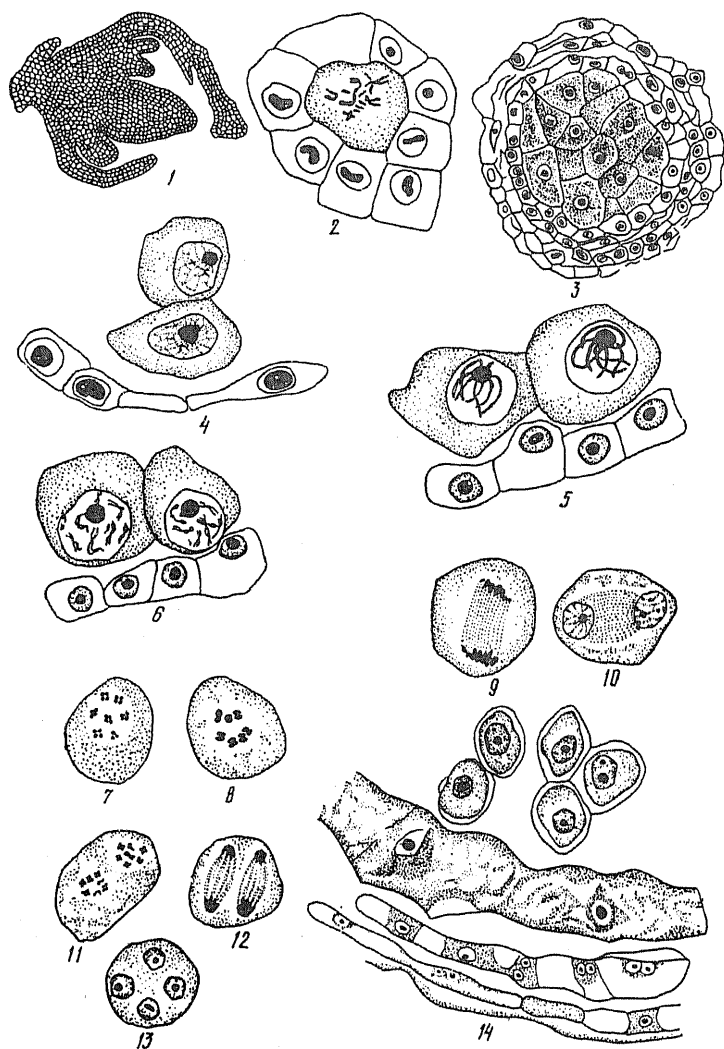


Рис. 60. Мейоз в материнских клетках микроспор у гороха:

1 — общий вид тычиночного бугорка и цветочной почки, 2 — метафаза митоза в археспориальной клетке, 3 — комплекс клеток археспория в пыльнике, 4 — лептонема, 5 — пахинема, 6 — стрепсинема, 7 — диакинез, 8 — метафаза I, 9 — анафаза I, 10 — интеркинез, 11 — метафаза II, 12 — анафаза II, 13 — телофаза II, 14 — часть пыльцевого гнезда пыльника с одноядерными микроспорами и стенкой пыльника. По Атабековой.

плотного клубка. Большинство цитологов относят синапсис к артефактам.

Зигонема начинается с попарного расположения гомологичных хромосом, причем сначала сближаются полярные концы хромосом, а затем конъюгация распространяется по всей их длине. В результате попарного соединения удвоенных гомологичных хромосом (из которых каждая состоит из двух хроматид) образуются так называемые *биваленты*. Число бивалентов в ядре равняется гаплоидному числу хромосом. В каждой паре конъюгируют две гомологичные хромосомы (материнская и отцовская) в результате притяжения их идентичных участков, что является следствием правильного расположения гомологичных хромосом непосредственно одна против другой. Следует отметить, что про-

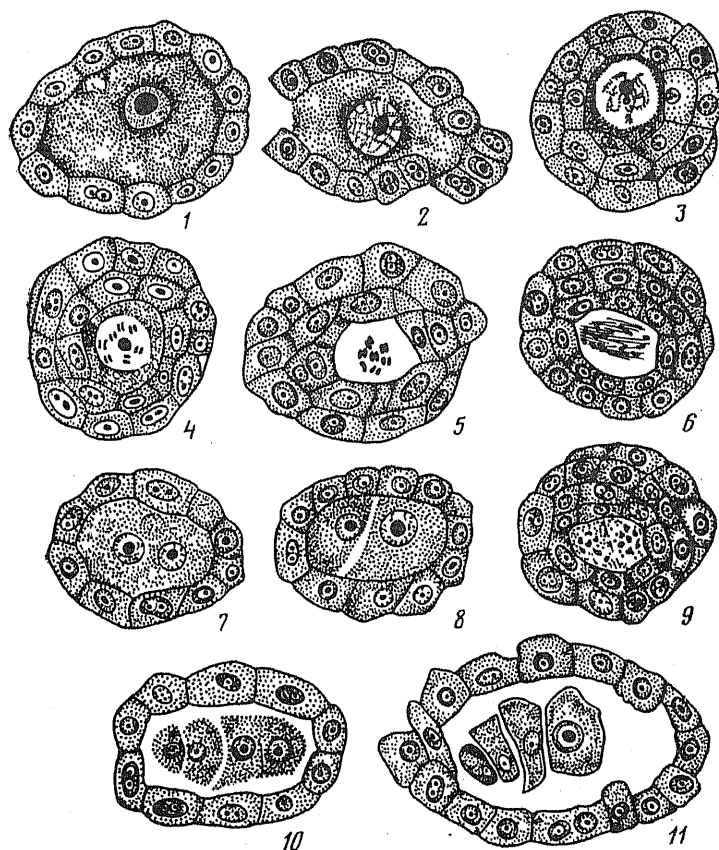


Рис. 61. Мейоз в материнских клетках макроспор у гороха:

1 — материнская клетка макроспор, 2 — лептонема, 3 — пахинема, 4 — диакинез, 5 — метафаза I, 6 — анафаза I, 7 — интеркинез, 8 — диада макроспор, 9 — метафаза II, 10 — тетрада макроспор, 11 — линейное расположение макроспор. По Атабековой.

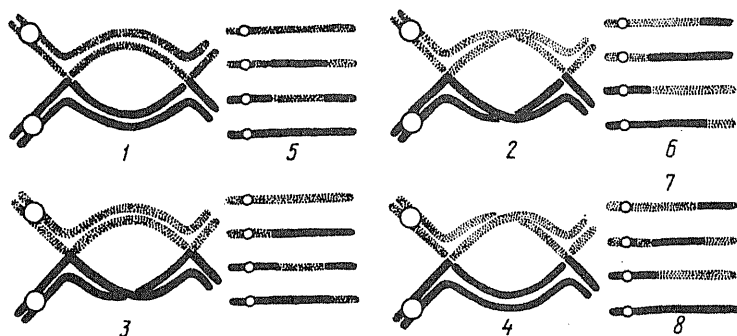


Рис. 62. Различная взаимозависимость между двумя хиазмами и результаты двойного взаимообмена в одном и том же биваленте:

1, 5 — реципрокные пары хиазм (два участка хромосом взаимно обменялись), 2, 6 — четыре участка хромосом обменялись, 3, 7 и 4, 8 — диагональные пары хиазм (три участка хромосом обменялись). По Свенсеру.

цесс конъюгации отличается исключительной упорядоченностью, поскольку каждая хромера одной из гомологичных хромосом совмещается с соответствующей ей хромерой другой хромосомы.

Пахинема отличается большей спирализацией хромосом, что проявляется в их укорочении и утолщении. Каждый бивалент образован двумя продольно соединенными гомологичными хромосомами, а те, в свою очередь, состоят из двух сестринских хроматид. Следовательно, всего хроматид четыре. Поскольку каждая из участвующих в конъюгации гомологичных хромосом обладает своей центромерой, в биваленте их две. На стадии пахины происходит продольное разъединение гомологичных хромосом перпендикулярно плоскости конъюгации. Одновременно с этим может возникнуть также и поперечный разрыв двух гомологичных хроматид на одном уровне, а также обмен участками (сегментами) между гомологичными хроматидами — весьма важное событие для мейоза — *кроссинговер* (рис. 62). Взаимный обмен между гомологичными хроматидами заключается в разрыве, перемещении и слиянии сегментов. Обмен участками хроматид ведет к глубокому преобразованию хромосом; таким путем создаются условия для возникновения разнообразия генетического материала в потомстве.

Диплонема. Во время нее начинается отталкивание гомологичных хромосом друг от друга, обычно в зоне центромер. При этом хроматиды каждой гомологичной хромосомы продолжают оставаться соединенными между собой по всей длине. Далее происходят отталкивание и расхождение друг от друга гомологичных хромосом, остающихся соединенными лишь в отдельных точках. Эти места соединений (перекрестов) называются *хиазмами*, они

возникают в результате кроссинговера, обеспечивающего обмен сегментами между хроматидами каждого гомолога.

Следует отметить, что хиазмы представляют собой лишь внешнее проявление кроссинговера, происходящего в более ранних фазах мейоза. Число хиазм сильно варьирует. В некоторых хромосомах их бывает много, в других — только одна. В это время процесс укорочения бивалентов все еще продолжается: при окончательном их формировании хиазмы «соскальзывают» вдоль хромосом от центромер к концам хроматид. Это явление носит название «терминализация» хиазм.

Диакинез характеризуется еще большим укорочением бивалентов, уменьшением числа хиазм и исчезновением ядрышек. Одновременно с этим продолжается процесс терминализации с уменьшением числа промежуточных хиазм. Как видно из рисунка 63, хроматиды до конца диакинеза остаются соединенными терминальными хиазмами. Итак, биваленты приобретают более компактную форму и располагаются по периферии ядра, а ядрышки, начавшие уменьшаться еще в дипломе, совершенно исчезают.

В позднем диакинезе гомологичные хромосомы соединены между собой только в нескольких постоянных точках. Форма бивалентов, определяемая длиной хромосом и числом хиазм, сильно варьирует в пределах одного ядра.

Изменения, наблюдаемые у хромосом в течение всей *профазы I*, обуславливаются их сокращением в длину в результате спирализации хромосом. Подсчет числа хромосом легче проводить в период диакинеза, когда биваленты свободно лежат в полости ядра.

В *прометафазе I* спирализация бивалентов достигает наивысшей степени, а ядерная оболочка постепенно растворяется и исчезает.

В *метафазе I* биваленты располагаются в экваториальной плоскости веретена; к этому времени митотический аппарат бывает уже сформирован. Пары гомологичных хромосом ориентированы таким образом, что центромера одной из них направлена к одному полюсу, а центромера другой — к противоположному. Центромеры гомологичных хромосом активно отталкиваются друг от друга. В тех случаях, когда хромосомы обладают достаточной длиной, между хиазмами можно обнаружить ряд круглых отверстий в виде колец; ориентация соседних колец происходит во взаимно перпендикулярных плоскостях. Короткие хромосомы имеют лишь одно кольцо.

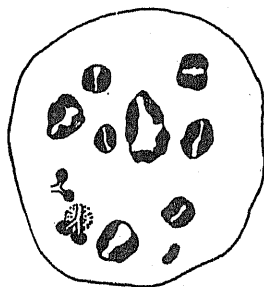


Рис. 63. Диакинез у растений дурмана. Видны 10 пар хромосом разного размера (одна из них связана с ядрышком) и транслокационное кольцо, состоящее из четырех хромосом (близ центра).

В анафазе I спаренные гомологичные хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к противоположным полюсам. Таким образом, в отличие от митоза расходятся не хроматиды, а гомологичные хромосомы, состоящие каждая из двух хроматид. Такие хромосомы называются диадами. Более короткие хромосомы, обычно соединенные между собой терминальной хиазмой, расходятся быстрее, чем длинные, отличающиеся большим числом нетерминализованных хиазм. В это время вновь образовавшиеся хромосомные наборы содержат каждый по n хромосом, причем состав отцовских и материнских хромосом отличается от исходного, поскольку при перекресте в гомологичных хроматидах произошел обмен сегментами.

Телофаза I наступает с того момента, когда все гомологичные хромосомы разошлись к противоположным полюсам. Наступает короткая интерфаза. В некоторых случаях после первого деления мейоза наступает длительная интерфаза, при которой хромосомы деспирализуются и образуется два ядра, разделенных клеточной стенкой; они представляют собой диаду клеток. Паузу между двумя делениями мейоза иначе еще называют *интеркинезом*.

Второе деление мейоза. Процесс этот по сути — митоз в клетке гаплоидным числом хромосом; он проходит быстро, поскольку подготовлен уже в период первого деления мейоза. Парные сестринские хроматиды, связанные в центромерных участках, пройдя профазу и метафазу, переходят к анафазе, где разъединяются и расходятся к полюсам клетки. Следовательно, при мейозе в результате двукратного деления из одной диплоидной клетки возникают четыре гаплоидных, отличающихся друг от друга (благодаря кроссинговеру) по генетической структуре.

Телофаза II характеризуется деспирализацией хромосом, формированием дочерних ядер и клеточной стенки. В обеих клетках диады указанные изменения осуществляются синхронно. Итак, в результате двух последовательных делений мейоза из каждой материнской клетки микро- или макроспор образуется четыре — тетрада спор с гаплоидным числом хромосом.

Следует отметить, что второе деление мейоза, сходное с митозом, имеет и свои специфические особенности. Главным его отличием, несомненно, является неидентичность хроматид вследствие кроссинговера, поскольку они состоят не целиком из материала исходных отцовской или материнской хромосом, а из отдельных их сегментов. Далее в результате деспирализации хромосом происходит образование гаплоидных ядер.

Возможность разнообразного сочетания хромосом из пар, принадлежащих разным родителям, обуславливает широкую наследственную изменчивость.

Эндомитоз

Эндомитозом, или внутренним делением, называется особый тип репликации хромосом внутри ядра без развития митотического аппарата. В таких случаях в клетке происходит внутриядерное кратное увеличение числа хромосом (количества ДНК) без типичного, отчетливо выраженного деления ядерного вещества, которое сопровождается укрупнением ядра и повышением содержания в нем хроматина, что может быть установлено путем ультрафиолетового метода исследования и с помощью флуоресцентной микроскопии.

При эндомитозе после репликации хромосомы вначале спирализуются, становясь отчетливо видимыми, а затем уже расходятся и деспирализуются внутри ядерной оболочки. В промежутке между делениями ядро выглядит интерфазным.

Чаще всего эндомитоз наблюдается в дифференцированных клетках растений, например в ядрах клеток тапетума пыльника и антипода, а также в клетках, дающих начало млечникам, проводящим элементам (колленхиме), и в других специализированных тканях. Очевидно, эндомитоз имеет определенное функциональное значение, при нем деятельность клетки не нарушается. Поэтому в клубнях картофеля, находящихся в периоде интенсивного крахмалообразования, митотическое деление заменяется эндомитозом.

Эндомитоз связан с увеличением генетического материала ядра, количества синтезируемых белков и нуклеиновых кислот, а также с усилением роста цитоплазмы, что, естественно, приводит к нарушению ядерно-плазменных отношений в клетке. Таким образом, путем эндомитоза клетка из диплоидной превращается в тетраплоидную, октаплоидную и далее; при этом плоидность может увеличиваться до 256 раз. Для установления плоидности таких клеток путем подсчета хромосом необходимо вызвать их деление воздействием различными стимуляторами.

Эндомитоз впервые был описан К. И. Мейером (1925) в клетках тапетума шпината (*Spinacia sativa*), где им были обнаружены диплоидные ядра на ранних фазах и полиплоидные на более поздних фазах деления. Формы эндомитоза весьма разнообразны и недостаточно изучены.

На рисунках 64 и 65 видны диплоидная и эндополиплоидные экваториальные пластинки в клетках корешков шпината. В ранней метафазе отчетливо видны 12 пар хромосом, а в более поздней явных пар видеть уже невозможно. Во время эндомитоза хромосомы проходят весь митотический цикл, но, поскольку веретено деления не образуется, все реплицированные (удвоенные) хромосомы остаются в одном ядре. При этом оболочка ядра и ядрышко сохраняются. Фазы эндомитоза соответственно фазам митоза называют *эндопрофазой*, *эндометафазой*, *эндоанафазой* и *эндотелофазой*.

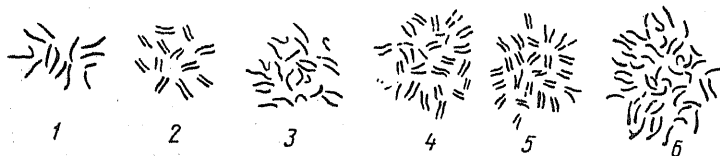


Рис. 64. Эндополиплоидия в корнях шпината:

1 — нормальный хромосомный комплекс ($2n=12$), 2 — удвоение хромосом, 3 — комплекс из 24 хромосом, не расположенных попарно, 4, 5 — комплексы хромосом с 24 парами, 6 — более поздняя стадия с 24 хромосомами, которые не образуют явных пар.

Большой интерес представляет наблюдаемое многими цитологами сходство между эндомитозом и митозом, вызванным колхицином. И в том и в другом случае веретено деления не образуется, вследствие чего не происходит направленного перемещения хромосомных пар и формирования дочерних ядер.

Крупные эндополиплоидные клетки-антиподы, в которых число хромосом во много раз превышает обычное для данного вида, были обнаружены у представителей семейств Лютиковые (*Ranunculaceae*), Маковые (*Paraveraceae*) и Астровые (*Asteraceae*).

Изучение политенных хромосом и явления полиплоидии тесно связано с исследованиями эндомитоза. Хромосомы эндомитотического ядра спирализованы, как и при нормальном митозе. Однако в тех случаях, когда самовоспроизведение хроматид идет интенсивно, гомологичные хромосомы не спирализуются, а спариваются между собой, сохраняя вытянутую форму. Таким путем образуются пучки хроматид, причем число хроматид в одном пучке всегда соответствует диплоидному набору хромосом изучаемого объекта.

Подобный тип эндомитоза, проходящий без спирализации и сокращения длины хромосом, сопровождающийся их спариванием без увеличения числа, получил название *политемии* (см. с. 88).

Соответственное увеличение при эндомитозе количества хроматина и числа хромосом говорит о том, что вещества хромосом и хроматин тождественны друг другу.

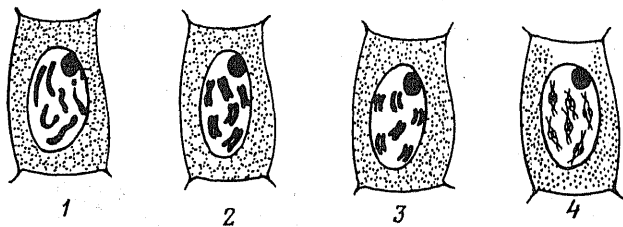


Рис. 65. Схема эндомитоза в клетках тапетума шпината:

1 — эндпрофаза, 2 — эндометафаза, 3 — энданоафаза, 4 — эндотелофаза. По Уиткусу.

АМИТОЗ

Амитозом называется деление клетки, находящейся в состоянии интерфазы. К амитозу иногда относят все случаи немитотического деления клетки (рис. 66). При этом не происходит конденсации хромосом, распада ядерной оболочки и образования веретена деления; амитоз осуществляется при вытягивании ядра и его последующем делении на две части. Еще более неупорядоченное дробление ядра на два или более неидентичных комка получило название *фрагментации*; оно, безусловно, носит патологический характер. Однако между амитозом и фрагментацией резкой и принципиальной границы провести нельзя.

Прямое деление клетки впервые было описано Р. Ремаком в 1841 г. у животных и Э. Страсбергером в 1882 г. у растений. Вначале амитоз рассматривали как более примитивную форму деления ядра в отличие от митоза. Современными исследованиями это представление полностью опровергнуто на основании данных по сравнительной цитологии и эмбриологии, показавших, что митоз, встречающийся даже у простейших организмов, является первичной формой размножения. Амитоз по сравнению с ним наблюдается редко и возникает преимущественно в клетках высокодифференцированных тканей или дегенерирующих, не способных к дальнейшему воспроизведению. Так, например, у растений амитоз обнаруживается в клетках отмирающих или временных тканей стенок завязи, нуцеллуса, эндосперма, в паренхиме клубней и т. д.

А. А. Прокофьевой-Бельговской был подробно описан амитоз в крахмалообразующих клетках различных сортов картофеля (*Solanum tuberosum*). По ее наблюдениям, митотическое деление клеток обычно прекращается в ранней фазе клубнеобразования, когда клубень представляет собой лишь небольшое утолщение stolона (1—2 мм в диаметре), а клетки вступают в период интенсивного роста, достигая 75—80 мкм в длину. В это время свойства ядра и цитоплазмы изменяются, pH сдвигается в щелочную сторону, уменьшается содержание ДНК, что постепенно приводит к старению ядра.

Амитотическое деление обычно начинается с изменений, происходящих с ядрышком (рис. 67), вокруг которого начинает

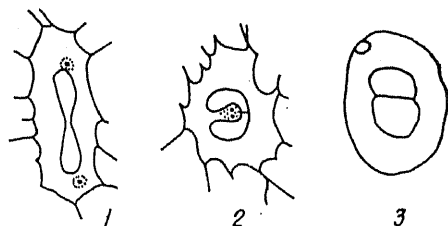


Рис. 66. Схема различных типов амитоза ядер:

1 — деление ядра кольцевой перетяжкой, 2 — деление ядра односторонней перетяжкой, 3 — деление ядра перегородкой. По Бюва.

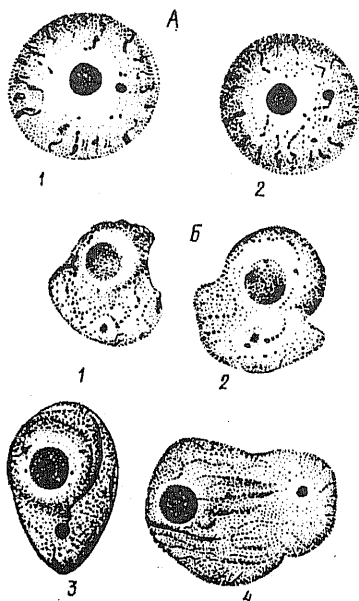


Рис. 67. Амитоз.

А — начальная фаза: 1 — появление в ядре второго маленького ядрышка, 2 — повышение базофилии ядрышка; Б — средняя и заключительная фазы амитотического деления ядра: 1, 2 — появление на поверхности ядра вздутия, 3, 4 — отделение одного ядра от другого. По Прокофьевой-Бельговской.

обособляться новое ядро. Как правило, амитотически делящееся ядро находится в состоянии глубокого покоя (метаболическое состояние). Далее между ядрами возникает тонкая клеточная стенка, которая делит цитоплазму клетки на две части. Амитоз не связан с прекращением функционирования делящейся клетки. По некоторым данным, амитозу предшествует синтез ДНК.

Различия в состоянии ядер, возникающих путем амитоза, видимо, обусловлены тем, что одно из них старое, уже функционировавшее, а другое молодое, заново в нем развившееся. Такое различие в свойствах ядер А. А. Прокофьева-Бельговская объясняет изменением свойств структурных белков в период крахмалообразования. По данным радиоавтографических исследований, прямое деление клетки может осуществляться как в период синтеза ДНК, так и в промитотический (постсинтетический) период клеточного цикла. Однако увеличение количества ДНК при амитозе обнаруживается не во всех делящихся ядрах и, кроме того, неравномерно в отличие от митоза, при котором всегда происходит кратное увеличение ДНК, что очень важно для оценки функционального значения митоза и амитоза.

**Вопросы
для
самопроверки**

1. Что такое митотический цикл?
2. Из чего состоит митотический аппарат?
3. В чем заключаются особенности гаметофита и спорофита покрытосеменных растений?
4. Подробно опишите все стадии профазы I деления мейоза.
5. В чем сущность явления кроссинговера?
6. Опишите отличия эндомитоза и амитоза от нормального митоза.

ХРОМОСОМНЫЕ ОТКЛОНЕНИЯ

Число и форма хромосом являются систематическими признаками. Отклонения в числе, форме и структуре хромосом от характерных для данного вида приводят к всевозможным морфологическим и физиологическим изменениям в самом организме. Эти отклонения могут возникать как спонтанно, так и в процессе эксперимента при использовании искусственных факторов. Изменение числа хромосом в клетках служит одним из важных источников изменчивости в процессе эволюции, оно же широко используется в селекции растений.

Эуплоидия (греч. *eu* — хороший, настоящий и *ploos* — складывать) означает наличие в клеточных ядрах целых хромосомных наборов, равных гаплоидному или кратных ему. К этому явлению относится собственно гаплоидия (моноплоидия), а также диплоидия, триплоидия, тетраплоидия и т. д. Все виды эуплоидии, характеризующиеся увеличением количества хромосомных наборов в кратное число раз по сравнению с гаплоидным и имеющие более двух наборов хромосом, называются полиплоидией (греч. *poly* — много и *ploos* — складывать). Гаплоидный набор хромосом обозначается символом n , а кратные ему — соответственно $2n$, $3n$ и т. д.

Гаплоидия

Гаплоидные растения (греч. *haplos* — единый, простой) имеют одинарный набор хромосом, в котором каждая представлена в единственном числе и не имеет гомолога. Гаплоидный набор хромосом называется также непарным, или неполным, в отличие от двойного, или диплоидного, набора в обычных соматических клетках, содержащего пары гомологичных хромосом.

Гаплоидное число хромосом в растительных клетках — явление довольно необычное, представляющее большой научный интерес.

В 1922 г. Блексли с сотрудниками впервые получил экспериментальным путем гаплоидное растение дурмана (*Datura stramonium*). Это открытие, имевшее не только теоретическое, но и практическое значение, послужило толчком для дальнейших исследований, в результате которых гаплоиды были обнаружены в большинстве семейств покрытосеменных растений. В этом отношении наиболее изучены семейства и роды, содержащие значительное число культурных растений — зерновых, овощных, кормовых и цветочно-декоративных. Явление гаплоидии описано почти у всех возделываемых видов.

Гаплоидные растения возникают различными путями. Чаще всего они образуются из неоплодотворенной яйцеклетки вследст-

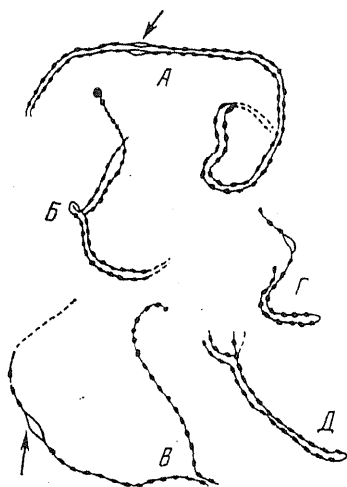


Рис. 68. Пахитенная конъюгация у гаплоидных форм табака:

А — спаривание происходит, по-видимому, между гомологами, направо от места прикрепления (показано стрелкой); В — соответственно хромомеры не расположены точно друг против друга; С — конъюгация захватывает только очень короткие части нитей; D, Е — другие аномалии спаривания. По Лимпертсу.

вие отсутствия пылевой трубки или из-за несоответствия времени созревания яйцеклетки со временем проникновения в нее спермиев. Причиной возникновения гаплоидного зародыша может служить и одновременное развитие в семязпочке двух зародышевых мешков, при этом в одном из них в результате опло-

дотворения формируется нормальный диплоидный зародыш, в то время как во втором развитии зародыша осуществляется партеногенетически. Помимо яйцеклетки в образовании гаплоидных зародышей могут участвовать и другие клетки зародышевого мешка, например, это могут синергиды, реже антиподы.

Возникновение гаплоидов, связанное с развитием неоплодотворенных клеток зародышевого мешка, относится к генеративному партеногенезу. В 1932 г. К. Дарлингтону удалось обнаружить образование гаплоидных мутантов при мужском генеративном партеногенезе, т. е. *андрогенезе*. Вскоре после этого Е. Н. Герасимов (1936) сообщил о получении экспериментальным путем гаплоидного растения скерды, также происходящего из ядра пыльцы.

Гаплоидные растения высокостерильны, поскольку их хромосомная структура препятствует нормальному течению мейоза. В профазе мейоза в ядрах гаплоидов можно наблюдать образование петель в результате соединения сегментов одной и той же хромосомы, а также неправильное или частичное соединение различных хромосом (рис. 68).

Наряду с этим существуют полигаплоиды, возникшие от полиплоидов, которые также при спонтанном удвоении числа хромосом дают гомозиготное потомство. Чаще всего они бывают полностью или частично фертильными. При опылении пылью других видов равной пloidности полигаплоиды образуют гибридные семена, так называемые вторичные гаплоиды, обладающие довольно устойчивой фертильностью.

При скрещивании гаплоидов, находящихся на различных уровнях пloidности (диплоидном и полиплоидном), в определенном сочетании возникает эффект гетерозиса.

Несмотря на то что многие гаплоиды различаются по происхождению, они имеют некоторые общие цитологические особенности, на основе которых их можно объединить в группы. По первоначальной классификации, разработанной Катаяма (1935), все гаплоиды в зависимости от уровня пloidности исходной особи подразделялись на две основные группы: *моноплоиды*, происшедшие от особей с диплоидным числом хромосом, и *полигаплоиды* — возникшие от полигаплоидных особей. В свою очередь, каждую из этих групп Катаяма делил на две подгруппы: *эугаплоидов*, имеющих нормальное для соответствующего генома число хромосом, и *анэугаплоидов*, отличающихся от нормального генома меньшим или большим (добавочным) числом хромосом, а также их фрагментов. В группе полигаплоидов автор выделил категорию *псевдоплоидов*, образующихся из автотетраплоидов, следовательно, представляющих собой реверсивные диплоиды, т. е. особи с уменьшенным числом хромосом, произошедшие от полиплоидов, но ведущие себя как гаплоиды.

В 1937 г. М. А. Ивановым была сделана попытка дальнейшей разработки классификации Катаяма по характеру увеличения числа хромосом в мейотическом делении, на основании которой группу полигаплоидов подразделили на *аллополигаплоиды* и *псевдогаплоиды*. При этом в качестве основного критерия М. А. Иванов взял число формирующихся унивалентов, бивалентов и мультивалентов, которое, несомненно, является весьма существенным генетическим признаком, но трудно определяемым в процессе классификации.

В основу современной классификации, разработанной С. С. Хохловым (1976), положена конституция гаплоидов, т. е. ядро и цитоплазма. На базе новейших данных в области изучения явления гаплоидии им выделены следующие типы гаплоидов:

матроклинные (Mk) — возникшие из редуцированной яйцеклетки или замещающих ее клеток зародышевого мешка, т. е. имеющие цитоплазму и ядро от одной особи. К этой группе относятся большинство описанных гаплоидов;

андрогенные (Ag) — возникшие из яйцеклетки или других клеток зародышевого мешка, в которых свои хромосомы замещены хромосомами спермия. Эти гаплоиды отличаются двойственной природой, так как они получают цитоплазму от одной особи, а ядро — от другой. Подобные гаплоиды известны у небольшого числа видов.

В пределах каждой из этих групп в зависимости от числа хромосом и качества геномов С. С. Хохлов выделил две подгруппы: *моногаплоиды*, или *моноплоиды* (M), произошедшие от диплоидных особей, и *полигаплоиды* (П), произошедшие от полиплоидных особей. К последним относят особи, имеющие как одинаковые (автополигаплоиды П₁), так и различные (аллополигаплоиды П₂) геномы.

Диплоидные особи, полученные путем удвоения хромосом у гаплоидов, С. С. Хохлов предложил называть *реституционными* диплоидами. Генотип гаплоидных особей в отличие от диплоидных и полиплоидных имеет одинарный набор хромосом. При этом меняются ядерно-плазменные отношения в клетке и нарушаются равновесие и взаимодействие генов, что создает благоприятные условия для проявления рецессивных генов.

Обычно геномы моноплоидов и аллоплоидов состоят из негомологичных хромосом, что, естественно, нарушает нормальное течение мейоза. Между тем у автополигаплоидов, имеющих 2—3 гомологичных генома, в мейозе происходит частичное или даже полное спаривание хромосом с образованием бивалентов. Автополигаплоиды, содержащие в клетках 2 гомологичных генома, могут быть отнесены к реверсивным диплоидам.

Генотипические особенности гаплоидных особей обусловлены различным составом хромосом, приобретенных клеткой в ходе мейоза при их случайном распределении, а также некоторыми отклонениями числа хромосом от гаплоидного набора.

Остановимся несколько подробнее на течении мейоза у гаплоидов и формировании у них мужского и женского гаметофитов. Итак, имея одинарный набор хромосом, гаплоиды характеризуются несбалансированной генетической системой, вызывающей в процессе мейотического деления различные нарушения.

Изучение генеративной сферы гаплоидов открывает широкие возможности для выяснения причины их стерильности и условий, при которых происходят удвоение хромосом, формирование пыльцы, что в конечном итоге проливает свет на проблему происхождения видов.

Течение мейоза у различных гаплоидов во многом сходно, что позволяет дать общее описание этого процесса. В гаплоидных клетках в профазе I наблюдается несоответствие хромомер спаренных нитей вследствие ассоциации негомологичных хромосом (см. рис. 68). Спаривание негомологичных хромосом непродолжительно, не дает хиазм и вскоре заканчивается их разъединением. У гаплоидов, как и у диплоидов, в фазе диакинеза уплотнение и спирализация хромосом достигают наивысшего предела; в большинстве материнских клеток микроспор наблюдается гаплоидный набор унивалентных хромосом, расположенных по периферии. В этот период число хромосом в материнских клетках микроспор может быть и менее гаплоидного набора (n) из-за конъюгации двух или даже трех хромосом.

Крайне редко у гаплоидов в профазе первого деления мейоза в материнских клетках микроспор можно обнаружить двойной набор хромосом, очевидно, возникающий вследствие слияния клеток в ранней профазе или даже в археспории. Двойной хромосомный набор, по-видимому, образуется в анафазе археспории с формированием реституционного ядра при первом или втором делениях мейоза.

Процесс мейоза у гаплоидов в связи с отсутствием гомологичных хромосом заметно нарушается, начиная с метафазы первого деления. Униваленты, беспорядочно разбросанные по клетке, не образуют экваториальной пластинки, веретено деления выражено весьма слабо или вовсе отсутствует, в связи с чем в анафазе первого деления наблюдается самое различное расхождение хромосом к противоположным полюсам. В результате возникают не две, а большее число хромосомных групп вплоть до обособления отдельных хромосом, способных образовывать ядра при первом делении мейоза. Следовательно, в телофазе первого деления могут сформироваться два и более ядер, из которых ни одно не будет иметь полного гаплоидного набора хромосом, за исключением тех случаев, когда расходятся хромосомы по типу $0 - n$.

При этом возникает редукционное ядро и формируется монада с полным набором хромосом или диада микроспор, в которых одна клетка полностью лишена хромосом, а другая имеет полный набор. Кроме того, в телофазе первого деления два ядра с полным набором хромосом могут возникать и при отсутствии редукции, т. е. при делении всех унивалентных хромосом на хроматиды.

Течение второго деления мейоза полностью зависит от особенностей первого деления. Если в первом делении мейоза произошло преждевременное разъединение хромосом на хроматиды, возникают большие нарушения во втором делении. Если же разъединения унивалентных хромосом на хроматиды не отмечено, второе деление мейоза протекает нормально.

Значительные аномалии в течении мейоза обнаруживаются и в материнских клетках макроспор. Вследствие этих нарушений образуются неправильные *спорады* макроспор, т. е. группы клеток с различным числом хромосом в ядрах, образовавшихся в результате нарушений в процессе первого и второго делений мейоза у гаплоидов,— триады, тетрады, пентады и гексады с различными по величине ядрами. Отличаясь неполным набором хромосом, они, естественно, нежизнеспособны и вскоре погибают. Возникновения вполне нормальных жизнеспособных спор у этих растений ожидать трудно, поскольку появиться они могут лишь в исключительных случаях, когда при первом делении мейоза все хромосомы группируются у одного полюса, в результате чего формируется ядро с гаплоидным числом хромосом. Изредка у гаплоидных растений можно наблюдать более или менее нормальное течение мейоза с образованием бивалентов.

Митотическое деление в клетках гаплоидов мало чем отличается от обычного, протекающего в клетках диплоидных растений. Цитологические исследования, проведенные на ряде культурных гаплоидных растений, показали, что их митотический цикл такой же, как и у диплоидов (интерфаза, профаза, метафаза, анафаза, телофаза и цитокинез). Очевидно, уменьшение у гаплоидов ко-



Рис. 69. Скорость прохождения митозов в корнях тыквенных с гаплоидным (А), диплоидным (Б) и тетраплоидным (В) числом хромосом. По Эвину.

личества ядерного вещества вдвое не приводит к значительным изменениям в метаболических процессах, связанных с делением клеток.

Однако в процессе митотического деления у гаплоидов могут быть обнаружены некоторые аномалии, свойственные и диплоидам, как, например, двухъядерность, полиплоидизация, отставание и слипание хромосом, возникновение хромосомных aberrаций и т. п. Специфические отклонения в виде тенденций к соматическому спариванию хромосом в митотических метафазах у гаплоидов наблюдаются гораздо реже.

Изучение длительности митоза в клетках меристемы гаплоидов, диплоидов и тетраплоидов кукурузы показало, что его продолжительность находится в положительной корреляции с плоидностью растений и увеличивается в последовательности $n \rightarrow 2n \rightarrow 4n$ (рис. 69). Установлено также, что деление клеток в тканях корневых меристем происходит в 1,1—1,7 раза дольше деления клеток меристем побегов, что, очевидно, обусловлено функциональной спецификой самих тканей, а в некоторой степени может зависеть и от величины клеток исследуемых меристем (клетки меристем побегов в 1,2—1,5 раза меньше клеток корневых меристем).

Сопоставление длительности отдельных фаз митоза у гаплоидов, диплоидов и тетраплоидов кукурузы показало, что продолжительность всего митотического цикла определяется длительностью интерфазы, возрастающей также в последовательности $n \rightarrow 2n \rightarrow 4n$. Отсюда можно полагать, что увеличение числа геномов оказывает влияние на продолжительность периода, необходимого для репликации ДНК.

Однако при воздействии неблагоприятных факторов (например, больших доз лучей Рентгена) динамика митотической активности меняется: при облучении гаплоидов деление в их клетках задерживается на более длительный период, чем у диплоидов. Кроме того, гаплоидные клетки по сравнению с диплоидными

ми в 2—3 раза медленнее восстанавливают прежний ритм митотической активности.

Изучение морфологических признаков различных гаплоидов показало, что они, как правило, сходны с теми диплоидными растениями, от которых произошли, и отличаются от них лишь более мелкими размерами клеток и вегетативных органов. Однако есть немало исключений из этого правила, при которых гаплоиды по ряду признаков не уступают исходным диплоидам. Разнородность гаплоидных форм, возникающих из одного и того же однородного диплоидного материала, зависит от многих причин и прежде всего от сочетания хромосом при мейозе, в результате которого клетки с одинарным набором хромосом иногда получают геном, настолько богатый генетической информацией, что фенотипически не уступают исходным диплоидным растениям. В других случаях полученное клеткой сочетание хромосом не может обеспечить жизнеспособности возникающего из нее организма и он погибает уже на первых фазах развития.

Уменьшение размеров органов и высоты растений у гаплоидов обуславливается особенностями их структуры и в первую очередь уменьшением размеров клеток. Диаметр пыльников у гаплоидных растений примерно в 1,5 раза меньше, чем у диплоидных. В 1923 г. Блексли отметил существование прямой зависимости между диаметром материнских клеток пыльцы и плоидностью растений у дурмана (*Datura stramonium*). Кроме того, у гаплоидов наблюдается заметное (в 1,5—2 раза) уменьшение длины замыкающих клеток устьиц, длины и ширины клеток корневой меристемы, а также клеточных ядер. Степень отклонения зависит от вида, сорта, гомо- или гетерозиготности растений, положения органа на нем и возраста. Такие гаплоиды, происходящие от истинных, или первичных, диплоидов, могут играть весьма значительную роль в развитии вида, а также быть использованы как абсолютно гомозиготный материал в дальнейших работах по скрещиванию.

Одним из эффективных методов современной селекции является использование гаплоидов для создания гомозиготных растений в пределах видов, у которых самоопыление затруднено или невозможно.

Путем опыления кукурузы с ЦМС пылью линий, лишенных этого признака, были получены андрогенные моно- и полиплоиды, а при последующем опылении этих гаплоидов пылью отцовской формы — мужские стерильные линии (аналоги). Идут эксперименты по использованию андрогенеза и у хлопчатника. Созданные этим методом формы промышленного хлопчатника наряду с ценными хозяйственными признаками обладают скороспелостью материнских (азиатских) форм. Появление андрогенных гаплоидов у кукурузы и хлопчатника позволяет использовать их в производстве гомозиготных линий вместо матроклиных гаплоидов.

Изучение явления гаплоидии поможет в решении ряда проблем, стоящих перед теоретической биологией. В первую очередь сюда относятся: определение роли ядра и цитоплазмы в проявлении генетических признаков, установление геномной структуры видов и познание эволюции геномов. Эти исследования, проводимые в широких масштабах как у нас, так и за рубежом, в основном базируются на изучении поведения хромосом в процессе мейоза.

Полиплоидия

Как уже отмечалось, каждый вид растений и животных имеет определенное и постоянное число хромосом, причем в клетках соматических тканей оно вдвое больше, чем в генеративных. Наличие в клетках более двух целых гаплоидных хромосомных наборов, например трех, четырех, пяти и т. д., относят к явлению полиплоидии. Соответственно этому клетки с увеличенным числом хромосом называют триплоидными ($3n$), тетраплоидными ($4n$), пентаплоидными ($5n$) и т. д. Увеличение числа хромосомных наборов в клетках чаще всего происходит в результате эндомитоза, нарушений митоза и полипении. Полиплоидия наблюдается в природе, особенно среди цветковых растений, это также довольно частое явление в опухолевых тканях.

В полиплоидных клетках, кроме числа хромосомных наборов, определяют также так называемое основное число хромосом (x), которое указывает на количество хромосом в исходном наборе, на основе которого в эволюции происходила полиплоидизация данного вида. Так, виды рода пшеницы характеризуются следующими наборами хромосом: у двузернянки — 14, у твердой пшеницы — 28, у мягкой — 42; все эти числа кратны 7, т. е. для пшеницы $x=7$ (рис. 70). Такие кратные отношения имеют место и у многих других родов растений. Группы видов одного рода с кратным увеличением числа хромосом называют *полиплоидным рядом*. Такие ряды установлены у овса, розы, настурции, лука, ивы, березы и других растений и представляют собой общепологическую закономерность большого значения.

Полиплоидный ряд может быть образован как *сбалансированными*, так и *несбалансированными* типами хромосомных чисел (рис. 71). К сбалансированному типу относятся диплоидный ($2n$), тетраплоидный ($4n$), гексаплоидный ($6n$), октоплоидный ($8n$) и декаплоидный ($10n$). К несбалансированному типу — триплоидный ($3n$), пентаплоидный ($5n$), гептаплоидный ($7n$) и эннаплоидный ($9n$). Большая плоидность среди растений встречается крайне редко. Приведенные обозначения характеризуют число хромосом в соматических клетках растений; так, у диплоидного колокольчика круглолистного (*Campanula rotundifolia*) в соматических клетках содержится 34 хромосомы, а у тетраплоидного — их 68.

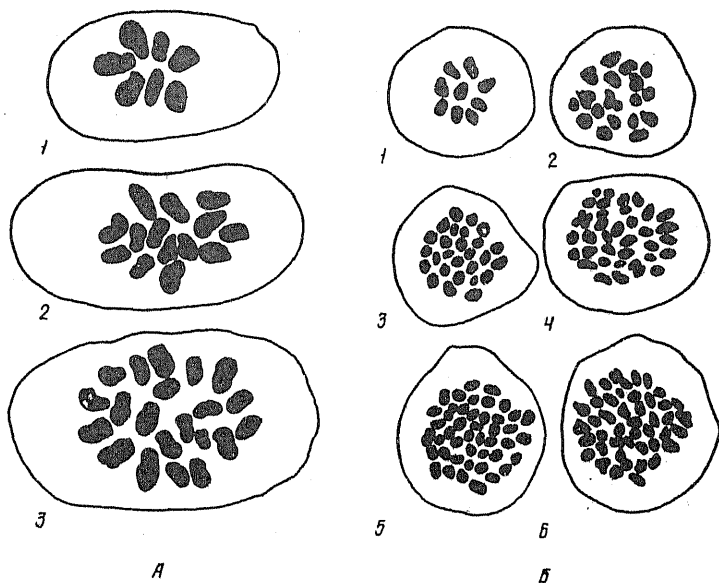


Рис. 70. Полиплоидные ряды (хромосомные наборы) в первой фазе мейоза: А — у представителей рода *Triticum*: 1 — *T. aegilopoides* ($n=7$), 2 — *T. dicoccum* ($n=14$), 3 — *T. aestivum* ($n=21$); Б — у представителей рода *Chrysanthemum*: 1 — *C. makinoi* ($n=9$), 2 — *C. indicum* ($n=18$), 3 — *C. japonense* ($n=27$), 4 — *C. ornatum* ($n=36$), 5 — *C. yezoensis* ($n=45$), 6 — *C. pacificum* ($n=45$). По Мюнцингу.

Велико значение полиплоидии в эволюционном развитии растительного мира. В той или иной степени она свойственна всем систематическим группам растений. Среди покрытосеменных растений около 50% представлено полиплоидными видами. У голосеменных она встречается значительно реже. Частота возникновения полиплоидных форм у цветковых растений, различна; наивысший процент полиплоидов имеется у многолетних трав, меньше их у однолетних и очень незначительное число у древесных растений. Редкая полиплоидизация голосеменных (преимущественно древесных) растений, как и древесных покрытосеменных, согласуется с идеей вторичности происхождения травянистого типа стеблей у покрытосеменных, подтверждаемой многочисленными фактами их филогении. О том же говорит и большее распространение полиплоидных форм у многолетних трав по сравнению с однолетними.

Как известно, полиплоидность у растений в большинстве случаев проходит через период частичной стерильности, сохраняющейся в течение ряда поколений, до тех пор пока полиплоиды не станут стабильными. Отсюда можно сделать вывод, что у многолетних растений полиплоиды образуются не чаще, чем у однолетних, но легче стабилизируются, поскольку у них существуют

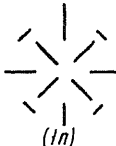













Сбалансирован- ные типы	Несбалансированные типы			
Гаплоид  (1n)	Измененные гаплоиды			
Диплоид  (2n)	 (2n-1) ↗	 (2n+1) ↗	 (2n+2) ↗	 (2n+1+1) ↗
Триплоид  (3n)	 (3n-1) ↗	 (3n+1) ↗		
Тетраплоид  (4n)	 (4n-1) ↗	 (4n+1) ↗	 (4n+2) ↗	 (4n+1+1) ↗

Рис. 71. Схема основных хромосомных типов, встречающихся у дурмана. Заметно различие между уравновешенными типами (сбалансированными) и неуравновешенными (несбалансированными). Конфигурация, взятая для группировки хромосом, чисто искусственная. По Блексли и Беллингу.

специальные приспособления для вегетативного размножения.

Среди цветковых растений самонесовместимость нередко сохраняется на полиплоидном уровне. Так, значительное число видов семейства Мятликовые в естественных условиях неспособно к самоопылению. К такому типу растений относятся кострец безостый, овсяница овечья и красная, ежа сборная, пырей ползучий. Наряду с этим многие полиплоидные виды этого семейства самосовместимы или строго автогамны, они произошли от ди-

плоидов, имеющих те же свойства, что и их прародители (кострец ржаной и мягкий, дикий ячмень, овсюг и др.). Между тем в семействе Лилейные были обнаружены самосовместимые тетраплоидные виды тюльпана и гиацинта, соответствующие самонесовместимым диплоидным видам.

Очевидно, диплоидные формы — исходные, а полиплоидные, возникшие позднее, — производные от них. Так, в роде пшеницы малохромосомный вид однозернянки ($2n=14$) уже утратил в культуре всякое практическое значение, в то время как гексаплоидный вид мягкой пшеницы ($2n=42$) имеет самое широкое распространение во всех странах земного шара. Те же соотношения наблюдаются у овса и других растений, где высшей плоидностью отличаются наиболее ценные культурные формы. Одно из важнейших пищевых растений — картофель ($2n=48$) также полиплоидно. Культурные виды хлопчатника делятся на две группы: хлопчатник Старого Света — диплоидный ($2n=26$) и Нового Света — тетраплоидный ($4n=52$). Большее распространение получили тетраплоидные сорта американского хлопчатника, отличающегося более длинным волокном.

В результате народной селекции, основанной на использовании хозяйственно ценных признаков растений, в культуре распространились полиплоидные формы. Среди культурных растений есть большое число естественных полиплоидов: например, в семействе Роасеае — тимофеевка, ежа сборная, мятлик луговой; в семействе Fabaceae — клевер белый, люцерна; в семействе Solanaceae — картофель, табак и т. д. С древних времен человек выделял среди диких видов формы растений, наиболее отвечающие его потребностям и запросам. Можно полагать, что среди них было отобрано значительное число полиплоидов. По-видимому, процессу полиплоидизации культурных растений способствовало также их перемещение в новые районы с другими природно-климатическими условиями.

В истории формирования культурных растений явление полиплоидии сыграло огромную роль, поскольку диплоидные формы постепенно отеснялись полиплоидными (рис. 72). В этом отношении особенно показательны материалы по истории цветочно-декоративных культур, у которых на протяжении длительного периода селекции неизменно и последовательно шло увеличение плоидности (нарциссы, гиацинты, тюльпаны, ирисы, георгины, хризантемы, гладиолусы, розы и др.). Тщательный анализ данных по истории мировой культуры нарциссов и гиацинтов показал, что этот процесс протекал у них на протяжении длительного времени. В частности, у диких видов нарциссов полиплоиды встречаются очень редко, в то время как в культуре полиплоидия, в особенности тетраплоидия, характерна для сортов всех важнейших видов этого рода. В Нидерландах до 1885 г. нарциссы были представлены мелкоцветковыми диплоидами, которые затем сменились триплоидами и лишь в конце XIX в. были полу-

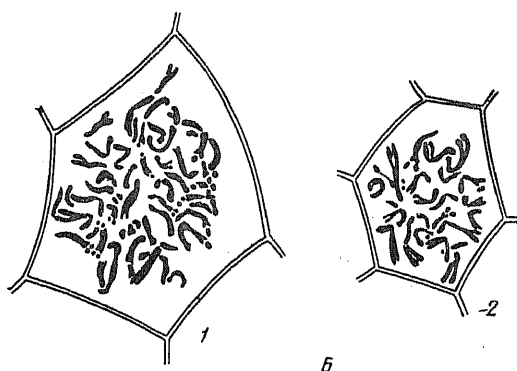
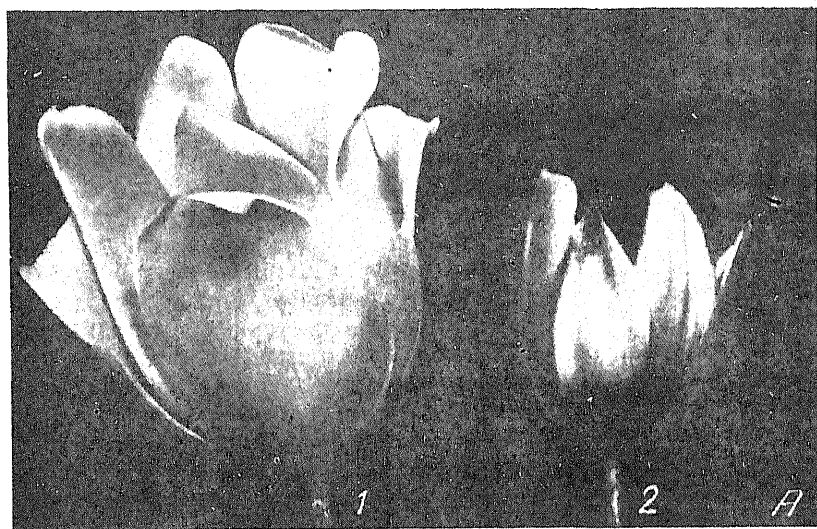


Рис. 72. Естественная полиплоидия у тюльпана:

А — околоцветник тетраплоидного (1) и диплоидного (2) растений; Б — метафаза в клетке тетраплоидного (1) и диплоидного (2) растений. По Атабековой.

чены и широко распространены крупноцветковые тетраплоиды. Очевидно, возникновение полиплоидов у этих растений обусловлено образованием нередуцированных диплоидных гамет, которые при слиянии с гаплоидными давали триплоидные зиготы, а с диплоидными — тетраплоидные. Селекция гиацинтов также шла по пути полиплоидизации. Триплоидные гиацинты оказались значительно крупнее и красивее диплоидных.

Крупноцветковый тюльпан сорта Земмершоон, известный в культуре еще в XIV в. и сохранившийся до настоящего времени, является триплоидом. Современные триплоидные сорта также отличаются огромными цветками, яркой окраской и длительным периодом цветения.

О ведущей роли полиплоидизации при создании лучших сортов свидетельствует история селекции ирисов. Сорты садовых ирисов первоначально были получены из европейских диплоидных видов. Впоследствии их скрестили с азиатскими ирисами, оказавшимися тетраплоидными. Существует предположение, что азиатские ирисы представляют собой не дикие виды, а одичавшее потомство древних культурных сортов, выведенных еще в античный период. В результате гибридизации европейских видов ирисов с азиатскими были получены сначала триплоидные, а затем и тетраплоидные сорта.

Почти все важнейшие декоративные многолетние культуры — георгины, гладиолусы, дельфиниумы, орхидеи, розы, хризантемы, цикламены и др. — представлены главным образом полиплоидными сортами.

Проблема возникновения полиплоидов в природе была разрешена путем их экспериментального получения. Чаще всего они образуются при переопылении двух разных диплоидных видов с последующим удвоением числа хромосом у спонтанных гибридов (*аллополиплоидия*). В подобных случаях, как правило, полиплоидизация происходит вследствие образования нередуцированных гамет; при этом вновь возникший аллополиплоид содержит диплоидный набор отцовских и материнских хромосом.

Помимо этого, в природе полиплоиды могут возникать и вследствие умножения наборов хромосом одного растения (*автополиплоидия*) под воздействием внешних факторов среды: резкие перепады температуры, изменение содержания минеральных веществ в почве, ионизация, механические повреждения генеративных органов и т. п. В данном случае можно полагать, что воздействия, которым организм подвергается в природе, в основном тождественны методам, применяемым экспериментаторами.

Полиплоидизация не только один из существенных факторов эволюции растительного мира, но и метод создания новых форм растений. Значение автополиплоидии, а тем более аллополиплоидии в процессе становления некоторых видов как в естественных, так и в искусственных условиях произрастания, несомненно, велико, поскольку полиплоидия вызывает глубокие и разносторонние изменения признаков и свойств растений.

Исследования показали, что у полиплоидных видов по сравнению с диплоидными наряду с некоторыми морфологическими происходят и физиологические изменения, нередко приводящих к повышению жизнеспособности и изменчивости, способствующих большей пластичности и приспособляемости их к условиям произрастания. Особенно важно то, что изменения, возникшие вследствие полиплоидизации, имеют генетическую основу и, следовательно, формо- и видообразовательное значение.

Большие успехи достигнуты селекцией при выведении озимых сортов новой зернокармликовой культуры тритикале (гибрид между пшеницей и рожью), характеризующихся повышенными урожаями

ностью, содержанием белка в зерне и иммунитетом к инфекционным болезням (мучнистая роса, ржавчина).

Кратное увеличение числа наборов хромосом у гибридов при отдаленных скрещиваниях получило название *амфидиплоидия* (Навашин, 1927). Существуют октаплоидные амфидиплоиды с числом хромосом в соматических клетках 56, происходящие от скрещивания гексаплоидных видов пшеницы с рожью, а также гексаплоидные амфидиплоиды с числом хромосом 42 — от скрещивания тетраплоидных видов пшеницы с рожью. В опытах с тритикале использовали различные виды ржи — *Secale cereale*, *S. montanum*, *S. vavilovii*, *S. kuprijanovii*, *S. afghanicum*. В каждой из групп тритикале (октаплоидной и гексаплоидной) имеются как яровые, так и озимые формы.

Основным недостатком пшенично-ржаных амфидиплоидов явились значительные нарушения мейоза и связанная с ними сравнительно низкая фертильность растений. Эти нарушения более всего проявляются в наличии унивалентов в метафазе I. Дальнейшие аномалии в течении мейоза являются только следствием неспаривания хромосом в метафазе I. У всех тритикале униваленты обычно находятся вне метафазной пластинки — сбоку от нее. Они возникают в результате преждевременного распада бивалентов и носят название «псевдоуниваленты».

Несмотря на отмеченные трудности, работы по селекции тритикале продолжаются, поскольку этот амфидиплоид обладает большими потенциальными возможностями, благодаря которым можно будет разрешить многие проблемы современного растениеводства. В первую очередь к ним относятся возможность использования в селекции тритикале генов карликовости, качество ее зерна, нечувствительность этого растения к фотопериоду. Уже и сейчас имеются линии тритикале, способные конкурировать с лучшими сортами мягкой пшеницы.

Другим искусственным злаком является гибрид, полученный в 1958 г. Н. В. Цициным от скрещивания мягкой пшеницы с дикорастущим пыреем. Исходными родительскими формами были пшеница Лютесценс 329 и пырей сизый (*Agropyron glaucum*). Стерильные гибриды первого поколения опыляли пыльцой озимой пшеницы (сорт ржано-пшеничный гибрид 41/131). Растения второго поколения опылялись свободно, и из семей этих гибридов в течение 3—4 лет отбирали наиболее плодовые растения, ставшие родоначальниками многолетней пшеницы, названной зернокармовой.

Другое важное достижение селекции — преодоление бесплодия у ржано-пырейных гибридов. Использование полиплоидии способствовало выведению высокоурожайных сортов из ржано-пырейных гибридов. Спонтанные полиплоидные мутанты пшеницы встречаются крайне редко, поэтому многие советские и зарубежные исследователи работают над их получением, сочетая методы отдаленной гибридизации и полиплоидии.

В 1935 г. Д. Костов получил амфидиплоиды между *Triticum vulgare* var. *ferrugineum* ($2n=42$) и *T. monosocum* var. *flavescens* ($2n=14$). Новые растения имели признаки обоих родителей и были полностью плодовиты, что дало возможность создать новый вид пшеницы экспериментальным путем. А. Р. Жебрак получил амфидиплоид между *T. durum* и *T. timopheevii* — видами, генетически обособленными, хотя и относящимися к одной и той же группе пшениц с набором хромосом в соматических клетках, равным 28. Для преодоления стерильности полученных гибридов использовали различные методы. В одних случаях скрещивали отдаленные виды, а затем у полученных гибридов обработкой колхицином удваивали число хромосом, в других сначала искусственно получали тетраплоиды, а затем уже скрещивали их. Вторым методом оказался более эффективным. В результате получен амфидиплоид с числом хромосом $2n=56$, названный *Triticum soveticum* Zheb. Он интересен для селекции большой иммунностью, унаследованной от *T. timopheevii*. Впоследствии А. Р. Жебраку удалось получить и другие амфидиплоиды пшеницы при скрещивании видов и разновидностей различных комбинаций (рис. 73).

Большой интерес представляют амфидиплоиды пшеницы, полученные П. М. Жуковским в результате скрещивания двух видов *T. timopheevii* и *T. persicum*. Полученные из стерильных гибридов амфидиплоиды ($2n=56$) были фертильными. Растения, названные *T. fungicidum*, имеют ценное для дальнейшей селекционной работы свойство — иммунитет к различным заболеваниям (ржавчине, головне и мучнистой росе).

Не меньший теоретический и практический интерес представляют и автотриплоиды. Поскольку иногда оптимальным является триплоидный, а не тетраплоидный уровень, по внешнему виду автотриплоиды могут быть сходны с автотетраплоидами. Гигантские триплоидные осины ($3n=57$), встречающиеся в природе, были получены и экспериментальным путем; триплоидные формы так и не были обнаружены в естественных условиях, а искусственно полученные экземпляры по размерам значительно уступали триплоидным (рис. 74).

Другим классическим примером, демонстрирующим превосходство триплоидии, является триплоидная свекла ($3n=27$), заметно превосходящая по урожайности диплоидную и тетраплоидную.

Как известно, триплоиды бесплодны, поэтому семеноводство свеклы подразделяется на два этапа: первый — это выращивание исходных линий (диплоидной и тетраплоидной) и второй — скрещивание их для получения триплоидных семян. Триплоидные формы свеклы развиваются быстрее диплоидных и тетраплоидных, а по урожайности превосходят диплоидные сорта.

Значительный интерес представляет выведение триплоидных арбузов. Они были получены японскими учеными от скрещива-

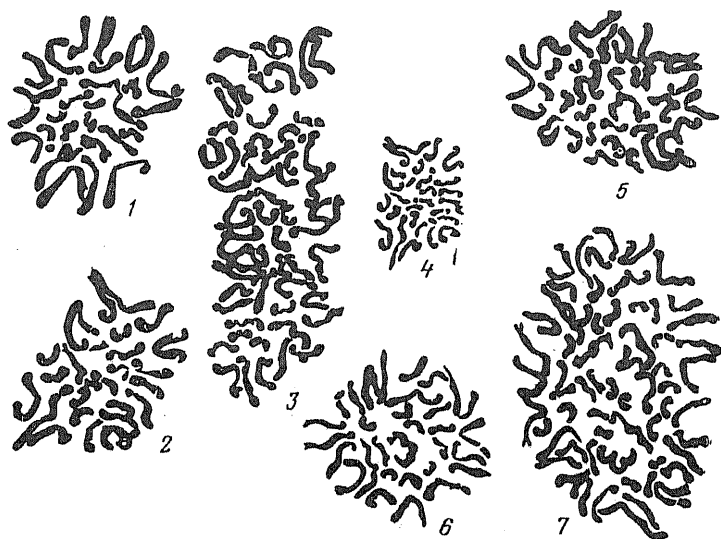


Рис. 73. Хромосомные комплексы у пшеницы и ее гибридов:

1 — *Triticum durum* ($2n=28$), 2 — *T. durum* × *T. timopheevi* ($2n=28$), 3 — *T. soveticum* ($2n=56$), 4 — *T. timopheevi* ($2n=28$), 5 — *T. vulgare* ($2n=42$), 6 — *T. timopheevi* × *T. vulgare* ($2n=36$), 7 — *T. timopheevi* × *T. vulgare* ($2n=70$).

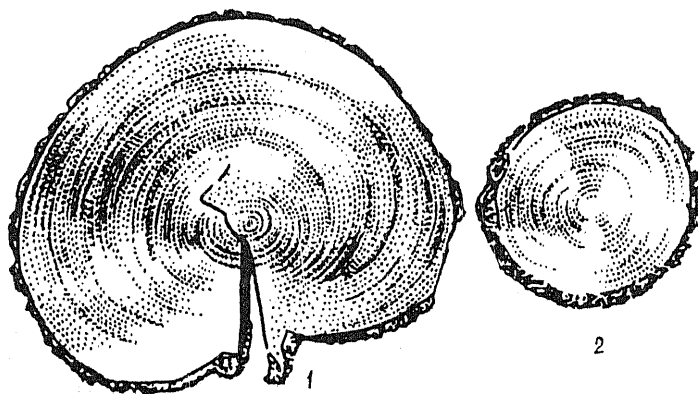


Рис. 74. Поперечный распил стволов осины:

1 — гигантская триплоидная форма, 2 — диплоидное контрольное дерево того же возраста. По Мюнцингу.

ния диплоидных растений с тетраплоидными и отличались исключительной высокой урожайностью. Эти формы высоко стерильны и, как правило, не образуют семян. Кроме того, триплоиды созревают быстрее, чем их диплоидные и тетраплоидные родители (рис. 75).

У автополиплоидов известны случаи возникновения растений более высокой степени пloidности: эти гексаплоиды и октаплоиды отличаются стерильностью и слабой жизнеспособностью не только в условиях опыта, но и в естественных условиях произрастания.

Аллополиплоиды имеют более сложную формулу увеличения хромосомных наборов, чем автополиплоиды. В частности, такие гетерозиготные полиплоиды, представляющие собой удвоенные гибриды, были получены экспериментальным путем у табака. Своеобразный род *Nicotiana*, включающий более 60 видов, способен на естественную анеуплоидию, т. е. самопроизвольное изменение числа хромосом на некрatное основному (n) их набору.

Увеличение числа геномов табака приводит к изменению формы и увеличению размеров вегетативных и репродуктивных органов, способствует возникновению и других новых биологических свойств у растения. Так, цветущие ночью виды с увеличением числа геномов утрачивают эту особенность. У сравнительно малохромосомных видов по мере увеличения числа геномов размеры растений возрастают, в то время как у многохромосомных видов — уменьшаются. Все октаплоиды табака характеризуются карликовостью. Чем выше степень пloidности, тем больше обнаруживается нежизнеспособность мужских гамет. Однако недостаточная плодовитость первых поколений амфидиплоидов может быть преодолена, поскольку новые гибридные растения обладают большой пластичностью.

Полиплоиды у растений могут возникать в результате межвидовых и межродовых скрещиваний. Классическим примером создания плодovитого межродового гибрида является скрещивание редьки (*Raphanus sativus*) с капустой (*Brassica oleracea*), проведенное Г. Д. Карпеченко в 1927 г. Эти виды, относящиеся к разным родам, имеют одинаковое число хромосом ($2n=18$). Первоначально полученный гибрид отличался мощным развитием, обильным цветением, но был абсолютно бесплодным из-за различных нарушений в процессе мейоза. Однако в некоторых женских и мужских генеративных клетках встречались наборы обоих видов хромосом (нередуцированные гаметы). При слиянии таких клеток образовалось семя, из которого выросло растение межродового плодovитого амфидиплоида ($4n=36$). Жизнеспособность его обусловлена суммированием хромосомных наборов обоих родителей. На рисунке 76 изображены плоды и хромосомные наборы редьки и капусты и их гибридов. Из них аллотетраплоидная (амфидиплоид) форма ($2n=36$), названная

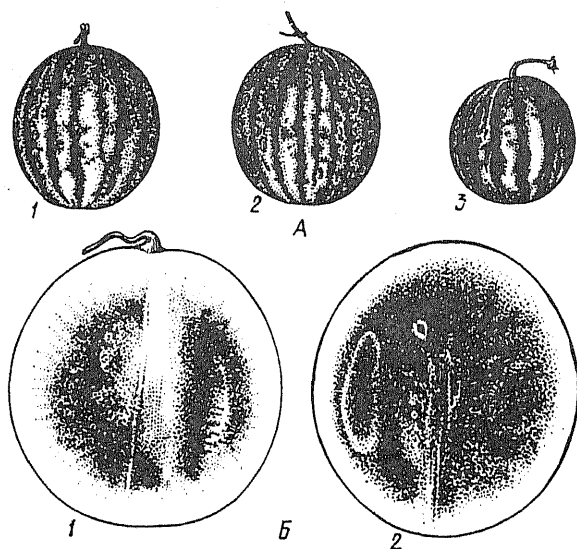


Рис. 75. Плоды арбуза:

А — общий вид (Б — разрез): 1 — диплоидного, 2 — триплоидного, 3 — тетраплоидного. По Кихара и Киото.

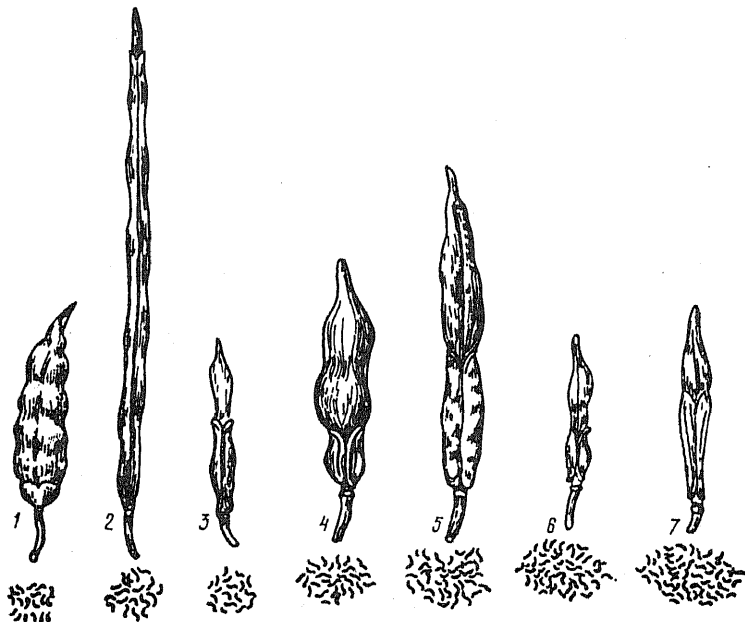


Рис. 76. Плоды и соматические пластинки хромосом:

1 — *Raphanus* (18R), 2 — *Brassica* (18B), 3—7 — соответственно у диплоидного (9R+9B), триплоидного (18R+9B), тетраплоидного (18R+18B), пентаплоидного (27R+27B) и гексаплоидного (24R+24B) гибридов. По Карпеченко.

Raphanus brassica, представляет собой новый плодовой и константный вид.

Известны и другие новые виды растений, содержащие в клетках суммированные наборы хромосом родительских форм, полученные в результате межвидовых и межродовых скрещиваний. Эти данные объясняют, каким путем возникли полиплоидные ряды как у диких, так и у многих культурных растений.

Значительную ценность представляют работы по поиску путей формирования существующих ныне видов и их искусственному воссозданию. Так, при скрещивании дикой двузернянки (*Triticum dicoccoides*, $2n=28$) с эгилопом оттопыренным (*Aegilops squarrosa*, $2n=14$) получены гибриды, содержащие в клетках 21 хромосому; после определенных воздействий число хромосом было удвоено и образовались 42-хромосомные амфидиплоиды. Новые растения имели большое сходство с пшеницей вида спельта (*Triticum spelta*, $2n=42$), с которой легко скрещивались, давая плодовые гибриды. При сравнении колосковых чешуй синтетической пшеницы спельты с природной (рис. 77) оказалось, что у них одинаково слабо опущены основания колосковых чешуй, тогда как у *T. dicoccoides* они опущены сильно, а у *Aegilops squarrosa* — голые. Однако возможно, что *T. spelta* имеет и более сложное происхождение. Существует предположение о том, что *T. dicoccoides* в далеком прошлом могла возникнуть от скрещивания однозернянки *T. monosocum* и *A. speltoides*.

Проводимые в широких масштабах почти во всех странах мира работы по изучению и использованию полиплоидии у растений во многом определили успехи современной селекции. В частности, на основе полиплоидов созданы весьма перспективные формы автотетраплоидной ржи. В СССР впервые они были получены Л. П. Бреславец в 1936 г. при воздействии на растения рентгеновскими лучами. В том же году полиплоидную рожь получил Дорсей в США. Он использовал метод теплового шока, разработанный Рандольфом (1932). Впоследствии автотетраплоидные формы различных сортов ржи были созданы при помощи колхицина и в других странах. Л. П. Бреславец в 1939 г., используя колхициновый метод, получила тетраплоид-

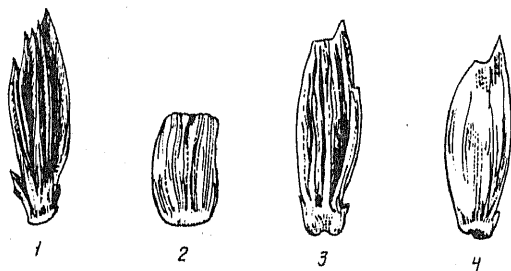


Рис. 77. Колосковые чешуи:

1 — *Triticum dicoccoides*, 2 — *Aegilops squarrosa*, 3 — синтетическая пшеница спельта, 4 — природная спельта.

ную рожь, отличающуюся значительно большей урожайностью, чем районированные сорта яровой и озимой ржи. Эта форма обладала и другими ценными качествами: была засухоустойчива и имела прочную, устойчивую к полеганию соломину.

Введена в культуру полученная в ГДР Петкуская тетраплоидная рожь, урожайность которой даже в засушливое лето достигает 26 ц/га. Она превосходит диплоидные сорта по урожайности зерна и зеленой массы на 30%. Практическое значение тетраплоидной ржи в основном заключается в большей способности ее к прорастанию и лучших хлебопекарных качествах. Очевидно, оба эти свойства связаны с увеличением размеров зерна: чем оно крупнее, тем жизнеспособнее будет проросток, чем меньше поверхность зерна по сравнению с увеличением его массы, тем лучше хлебопекарные свойства тетраплоидной ржи.

Г. Д. Карпеченко (1938) при воздействии на растения высокими температурами, а затем колхицином получил тетраплоидные формы ячменя. Исходным материалом в его исследовании служил сорт Винер. Растения тетраплоидного ячменя отличались большей высотой, более широкими листьями и крупными колосьями с повышенной череззерницей. Масса 1000 зерен у тетраплоидов составляла в среднем 67 г, а у диплоидного сорта Винер — 54,5 г. Позже Г. Д. Карпеченко удалось получить тетраплоидные формы из двурядного пленчатого ячменя Колхикум, голозерного ячменя Колхозный и из других многорядных ячменей. Однако наряду с положительными свойствами (увеличение размеров и массы зерна, прочность соломины) у тетраплоидов есть и отрицательные (понижение плодovitости, грубость колоса, задержка цветения и поражаемость спорыньей). За рубежом при создании полиплоидного ячменя также использовалось действие высокой температуры. Значительные результаты по созданию полиплоидного овса, отличающегося крупнозерностью, высокой урожайностью и скороспелостью, получены в Великобритании.

В нашей стране созданы полиплоидные формы гречихи. Автотетраплоиды гречихи посевной характеризуются более высокой урожайностью по сравнению с исходными формами. Важными признаками их следует считать крупнозерность, повышенное содержание белка, слабую полегаемость и незначительную осыпаемость. Тетраплоидная гречиха не скрещивается с диплоидными формами, в то время как тетраплоидные формы ржи легко скрещиваются с исходными диплоидами.

В некоторых странах идут работы по получению тетраплоидных сортов клевера, дающих заметное (до 30%) увеличение зеленой массы при равном или незначительном снижении урожайности семян. Однако более ценная особенность полиплоидных сортов этой культуры — быстрое отрастание после укоса, а также увеличение количества белка и уменьшение целлюло-

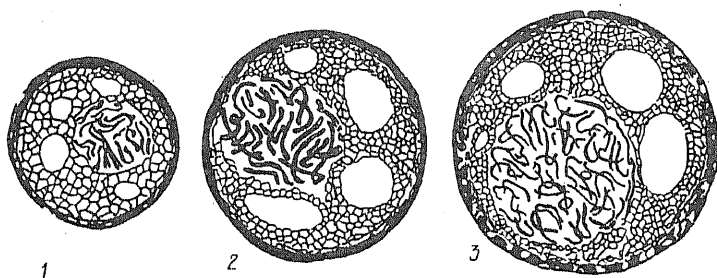


Рис. 78. Пыльцевые зерна гиацинта (*Hyacinthus orientalis*):
1 — гаплоидные ($n=12$), 2 — диплоидные ($2n=24$), 3 — тетраплоидные ($4n=48$).

зы. В ГДР выведены и другие высокоурожайные кормовые растения: полиплоидные формы сераделлы и галеги восточной.

Принято считать увеличение размеров клеток растений наиболее характерным признаком полиплоидии. Поэтому для предварительного определения полиплоидных форм измеряют замыкающие клетки устьиц и зрелые пыльцевые зерна (рис. 78, 79). Установлено, что размеры пыльцевых зерен у рода пшеница зависят от плоидности ядра: диаметр гаплоидного пыльцевого зерна ($n=7$) равен 44,04 мкм, диплоидного ($2n=14$)—51,16 и триплоидного ($3n=21$)—55,3 мкм, у рода роза — соответственно 6,8; 8,8; 10,0 мкм.

По мнению большинства цитологов, полиплоидные растения отличаются более высокими и толстыми стеблями, но меньшим числом ветвей и листьев, которые при этом становятся более толстыми, широкими и зелеными. Кроме того, для многоплоидных растений характерны более крупные цветки, семена и плоды. На рисунке 80 показано соотношение между числом хромосом и степенью развития вегетативных органов паслена черного.

Однако эти особенности проявляются далеко не у всех полиплоидов. Несмотря на обычно наблюдаемое увеличение разме-

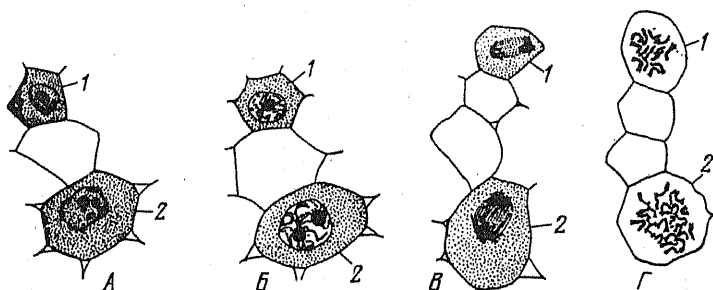


Рис. 79. Клетки из мозаичного корешка гороха:
А — интерфаза; Б — профазы; В — анафаза; Г — метафаза; 1 — диплоидные, 2 — тетраплоидные. По Атабековой.



Рис. 80. Растения паслена черного с различными наборами хромосом:
1 — $2n=36$; 2 — $4n=72$; 3 — $6n=108$; 4 — $8n=144$.

ров растений или, вернее, отдельных их органов, известны случаи, когда тетраплоиды были морфологически неотличимы от диплоидов или даже уступали им по величине.

Эти кажущиеся противоречия объясняются тем, что растения после достижения известного полиплоидного уровня отрицательно отзываются на полиплоидию, максимальный эффект которой проявляется лишь на определенной пороговой границе (Клаусен, 1941). Например, у кукурузы тетраплоиды отличаются большей мощностью, чем октаплоиды, а у свеклы триплоиды более мощны, чем тетраплоиды. Следовательно, в зависимости от особенностей организма оптимальные показатели могут проявляться на различных уровнях плоидности — триплоидном, гексаплоидном, причем различно реагируют на полиплоидию не только роды и виды, но и отдельные сорта растений.

Увеличение хромосомных наборов может привести также и к глубоким внутриклеточным изменениям. Так, у автотетраплоидов нередко наблюдается более низкое осмотическое давление клеточного сока, понижается интенсивность деления и дыхания клеток, удлиняется вегетационный период по сравнению с соответствующими диплоидами. Изменения в обменных

процессах у полиплоидных растений оказывают влияние на химический состав клеток и тканей, на содержание в них азота, углеводов, алкалоидов, витаминов и т. д. Сравнительное изучение химического состава диплоидных и тетраплоидных растений показало, что тетраплоиды содержат больше каротина.

Вновь полученные полиплоиды характеризуются меньшей жизнеспособностью, чем прошедшие длительный селекционный отбор. У перекрестноопыляемых видов рекомбинация полезных признаков идет естественным путем, поэтому работа с ними наиболее перспективна. Перекрестноопыляемые растения более гетерозиготны, чем самоопылители, поэтому способны давать больше разнообразных форм для отбора; причем на проявление полиплоидии у них влияет гетерозис. Именно этим и объясняется эффективность использования полиплоидии в селекции таких перекрестноопыляемых культур, как рожь, клевер, сахарная свекла, турнепс и др.

Большие успехи получены по использованию полиплоидии у лекарственных растений: валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis*), мака снотворного (*Paraver somniferum*), аира болотного (*Asorus calamus*) и др.

Не может существовать общего правила, позволяющего предвидеть эффект полиплоидии в каждом отдельном случае. Поэтому для рационального использования полиплоидии в сельском хозяйстве, лесоводстве, медицине необходимо проведение как практических, так и теоретических исследований.

Другие хромосомные аномалии

Анэуплоидией (гетероплоидия, полисомия) называется изменение числа хромосом в клетках, связанное с утратой или добавлением к хромосомному набору одной или более хромосом. Анэуплоидизация чаще всего возникает вследствие нерасхождения хромосом при митозе или мейозе под влиянием каких-либо внешних или внутренних факторов. При этом происходит нарушение сбалансированного числа хромосом в наборах.

В зависимости от того, какое число хромосом отсутствует или превышает число хромосом в диплоидном наборе, различают несколько форм анэуплоидных клеток: *моносомии*, у которых в диплоидном наборе отсутствует какая-либо одна хромосома ($2n-1$); *нуллисомии*, у которых отсутствует пара гомологичных хромосом ($2n-2$); *трисомии*, к хромосомным наборам которых добавлено по одной лишней хромосоме, следовательно, в таких клетках одна хромосома представлена трижды ($2n+1$); *трисомии двойные*, в хромосомных наборах которых сверх диплоидного числа имеются две разные добавочные хромосомы ($2n+1+1$); *тетрасомии*, в хромосомных наборах которых сверх диплоидного числа имеется лишняя пара гомологичных хромосом ($2n+2$).

Следует также отметить, что растения, имеющие больше или меньше чем $2n$ хромосом, иногда называют *полисомиками*, их хромосомная формула $2n \pm K$, где K — число утраченных или приобретенных хромосом.

Первые обстоятельные опыты по изучению анэуплоидов у дурмана были проведены Блексли в 1915 г., они подтвердили мутационное происхождение трисомиков данного растения.

Гаплоидный набор у дурмана состоит из 12 хромосом. На основе этого Блексли выделили 12 *первичных мутантов*, отличающихся между собой как по одной лишней хромосоме, так и по некоторым морфологическим признакам, вполне согласующимся с индивидуальными особенностями каждой из 12 хромосом. По его мнению, трисомики возникали вследствие нерасхождения хромосом во время мейоза, при этом одна пара гомологичных хромосом вместо того, чтобы разойтись, отходила к одному полюсу, формируя гамету $(n+1)$, слияние которой с нормальной гаметой и приводило к появлению трисомика $(2n+1)$. Кроме 12 первичных мутантов, в дальнейшем были выделены *вторичные* мутанты, имеющие ту же хромосомную формулу, но у которых добавочная хромосома была построена в результате обмена сегментами (взаимной транслокации) из двух подобных друг другу половинок (рис. 81).

Блексли установил, что каждый первичный мутант дурмана способен дать два вторичных мутанта, т. е. всего их может быть 24 (рис. 82). *Третичные мутанты* по той же формуле $(2n+1)$ способны возникать лишь в тех случаях, когда лишняя хромосома образована сегментами, принадлежащими не гомологичным хромосомам, а хромосомам из разных пар. На рисунке 83 представлен набор хромосом дурмана с обозначением их половинок числами от 1 до 24. При этом третичный мутант может иметь лишнюю хромосому, возникающую путем транслокации между хромосомами (1, 2) и (17, 18), что приводит к новым комбинациям (1, 18) и (2, 17). Соответственно этому растения будут иметь набор хромосом, определяемый формулами $[2n + (1, 18)]$ и $[2n + (2, 17)]$, что в действительности наблюдалось и было описано.

На рисунке 84 изображены нормальная пара хромосом и трисомная группа, лишняя хромосома которой возникла вследствие реципрокной транслокации. Интересно, что в природе также были обнаружены тетрасомики дурмана с хромосомной формулой $(2n+2)$. Лишние хромосомы у них могли возникнуть либо из одной и той же пары гомологичных хромосом, либо из двух различных пар — двойной диплоидный трисомик с хромосомной формулой $(2n+1+1)$. Кроме дурмана, случаи тетрасомии отмечены у ржи с формулой $2n=16$ вместо $2n=14$ (рис. 85).

Исследование мейотического деления у дурмана показало, что в первичном трисомике все три хромосомы обычно прини-

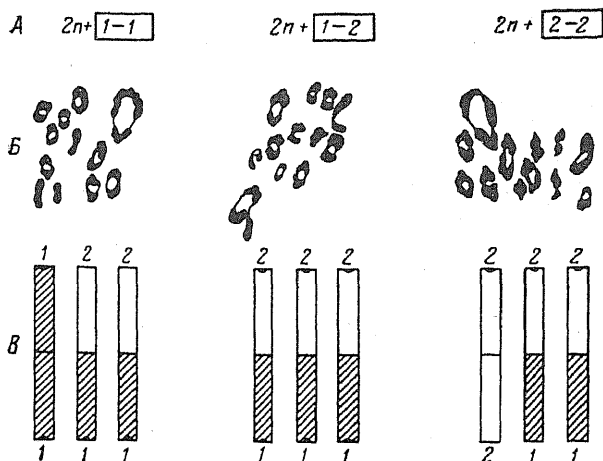


Рис. 81. Формулы и конфигурации хромосом:

А — на первичных (в центре) и вторичных (слева и справа) трисомных мутантах дурмана; Б — диплоидные хромосомные наборы, соответствующие этим мутантам; В — схема трисомных групп, которые их характеризуют. По Блексли.

Рис. 82. Схемы конфигурации хромосом при мейозе у дурмана:

1—4 — первичные мутанты, 5—7 — вторичные мутанты. По Блексли и Беллингу.

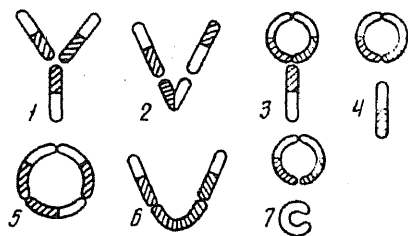
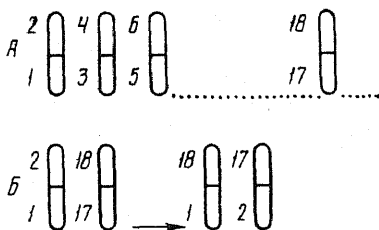


Рис. 83. Схема хромосом дурмана (А) (предполагается, что каждая хромосома состоит из двух различных половинок, которые обозначены номерами от 1 до 24 — изображены только четыре); схема взаимной транслокации (Б) между хромосомами (1, 2) и (17, 18), дающими новые хромосомы (1, 18) и (2, 17), входящие в состав третичных мутаций. По Данжару.



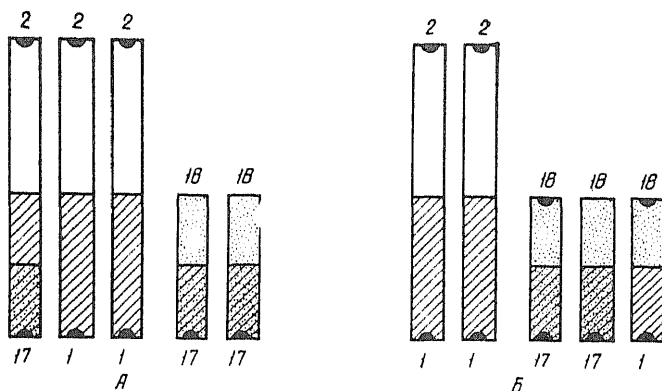


Рис. 84. Схематическое изображение хромосом, характеризующих третичные мутанты:

А — $(2n+1, 17)$; Б — $(2n+2, 18)$. По Блексли.

мают V-образную форму либо образуют фигуру, состоящую из кольца с отдельно лежащей или присоединенной к нему прямой хромосомой. В мейозе вторичного мутанта (см. рис. 82) чаще образуется замкнутое кольцо из трех хромосом или из двух, к которым присоединяется третья, замкнутая в петлю хромосома. Транслокации могут быть определены по формированию хромосомных колец и цепей в мейозе, а также по положению спутника у спутничных хромосом (рис. 86).

У кукурузы наряду с гаплоидными ($n=10$) встречаются клетки с 12, 15, 17 и 19 хромосомами.

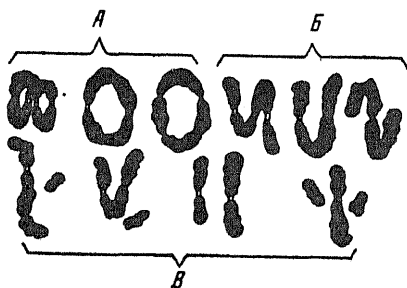


Рис. 85. Конфигурация хромосом в метафазе мейоза у материнских клеток пыльцы некоторых гибридов:

А — замкнутые соединения четырех хромосом; Б — разомкнутые цепи; В — другие виды расположения хромосом. По Дарлингтону.

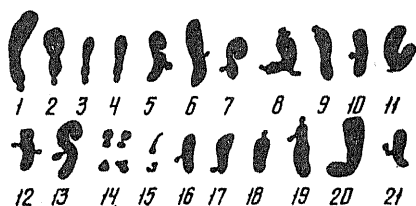


Рис. 86. Хромосомы с нормальным (1—4) и ненормальным (5—21) положением спутников вследствие транслокаций (14, 15) между фрагментами хромосом. По Свези.

Другой тип хромосомных аномалий — наличие у растений вместо лишней хромосомы лишнего фрагмента. В этом случае хромосомная формула принимает вид $(2n+E)$. Подобные изменения наблюдали у карликового мутанта левкоя. У него была обнаружена добавочная хромосома уменьшенных размеров. Цитологические исследования показали, что эта лишняя хромосома — фрагмент а хромосомы А. Таким образом, в хромосомный состав мутанта входила трисомная группа ААа и пыльцевые зерна и семяпочки его в зависимости от характера расхождения хромосом могли содержать следующие их комбинации: А, АА, Аа или а. Отсюда в потомстве возникали растения, включающие не только один, но и два лишних фрагмента. Подобные хромосомные аномалии наблюдали у томатов и других растений.

Отклонения, характеризующие структурные изменения хромосом под действием мутагенных факторов и состоящие в удвоении какого-либо сегмента в хромосоме, называются *дупликацией*; утрата фрагмента — *нехваткой*, или *делецией*. Кроме того, изменения хромосомной структуры могут происходить и вследствие *инверсий*, т. е. разрывов хромосом с последующим поворотом участков на 180° . Если разрывы возникают одновременно на двух близко расположенных негомологичных хромосомах, то возможен обмен участками между ними, т. е. *транслокация*.

Исследованию причин возникновения патологических хромосом в растительных клетках посвящено значительное число работ. В опытах с высшими растениями, отличающимися хорошо дифференцированными тканями, воздействию физических и химических факторов обычно подвергают клетки меристемы либо генеративные клетки репродуктивных органов. Наиболее подробно исследовано действие хлоралгидрата на митоз, при котором парализуется митотический аппарат и соответственно задерживается прохождение фаз митоза. Например, после одночасовой обработки хлоралгидратом корневой меристемы у бобов нити веретена дегенерируют и митоз прекращается. В результате возникают двухъядерные клетки, диплоидные ядра которых при близком соприкосновении могут слиться, образуя тетраплоидные. Повторное воздействие хлоралгидратом приводит к формированию октаплоидных ядер. Тем не менее, получить этим методом тетраплоидные растения так и не удалось. Более продолжительное действие хлоралгидрата на клетки растений вызывает разрушение ядерного вещества.

В современных экспериментах по изменению хромосомных наборов у растений чаще всего применяют колхицин, который также блокирует развитие митотического аппарата. Изучение колхициновых митозов было проведено на корневых меристемах различных культурных растений: пшеницы, ячменя, лука, гороха, бобов и т. д.

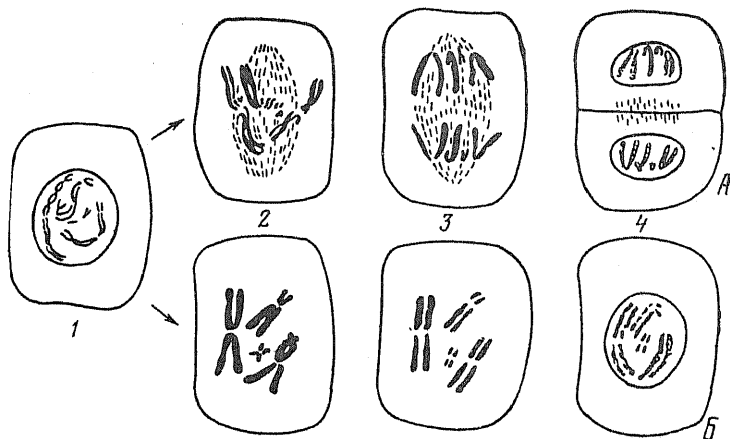


Рис. 87. Схема митоза.

А — нормального; Б — колхицинового: 1 — профаза, 2 — метафаза, 3 — анафаза, 4 — телофаза.

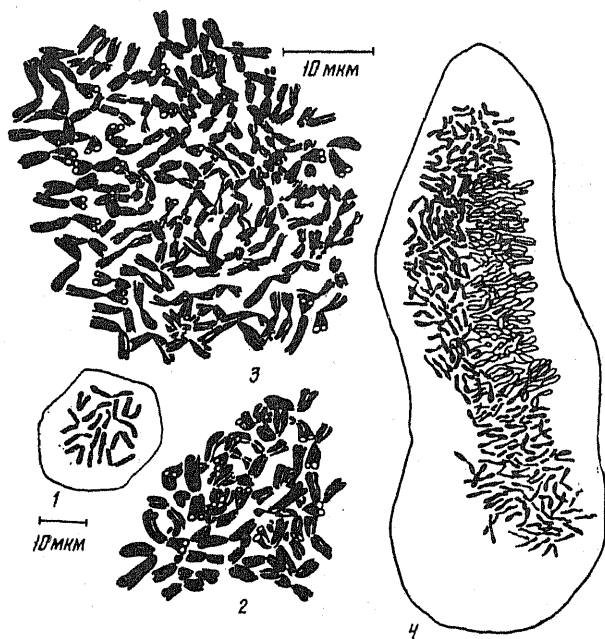


Рис. 88. Полиплоидия в клетках корешков лука под действием колхицина:

1 — диплоидная метафазная пластинка ($2n=16$), 2, 3 — полиплоидные пластинки, 4 — полиплоидная клетка с большим числом хромосом.

На рисунке 87 дана схема, показывающая различия между нормальным митозом и митозом под действием колхицина. Изображены только четыре хромосомы. Под действием колхицина парализуется механизм движения хромосом, в результате чего образуется клетка с восемью хромосомами.

Эффективность колхицинового метода с экспериментальной точки зрения впервые была показана Блексли и Эйвери в 1937 г. Впоследствии эти исследования были продолжены многими цитологами, генетиками, селекционерами и физиологами. Колхицин действует на все делящиеся клетки, причем способы обработки растений этим веществом могут быть различны. Им обрабатывают точки роста, семена, проростки, листья, растущие побеги, почки, клубни, корни и т. д. (рис. 88). Некоторые авторы применяли инъекции раствора колхицина в ткани растения.

Аномалии могут возникать при действии на растения и других химических и физических (радиационное, ультрафиолетовое, катодное и рентгеновское излучения) мутагенов. Большое число исследований посвящено изучению разрушительного и преобразовательного действия лучей Рентгена. Как известно, нормальный митоз отличается двуполярностью митотического аппарата, при применении же больших доз Рентгена отмечаются его монополярность и мультиполярность. В результате возникает асимметрия ядер, которая может достигать самых крайних пределов, когда диаметр одного ядра в несколько раз превышает диаметр другого. Добавочные ядра (микронуклеусы) образуются в результате *пикноза*, т. е. склеивания хромосом, который может быть частичным или полным. В случае полного пикноза хромосомы сливаются в бесформенные клубки и разрушаются. При неполном пикнозе в анафазе образуются мосты из хромосом, а также происходит неправильное их распределение (рис. 89).

Течение митоза в многоядерных клетках в значительной степени зависит от расстояния между ядрами. Если ядра гигантских многоядерных клеток находятся далеко друг от друга, происходит один, два или несколько типичных диполярных митозов. Чем больше размеры клеток, тем меньше возможность слияния их ядер. В гигантских клетках, где ядра расположены в непосредственной близости друг от друга или слиты в большое ядро, происходят мультиполярные митозы, приводящие к неравномерному распределению хромосом между ядрами, в результате чего и возникает их асимметрия.

Получение полиплоидов при использовании лучей Рентгена весьма затруднительно. Из крайне ограниченного числа случаев возникновения полиплоидов под действием рентгеновских лучей следует указать на тетраплоидные формы табака и ржи.

Основная трудность получения полиплоидов при помощи этого метода заключается в том, что изменения, вызываемые лучами, охватывают не целое растение и даже не отдельные

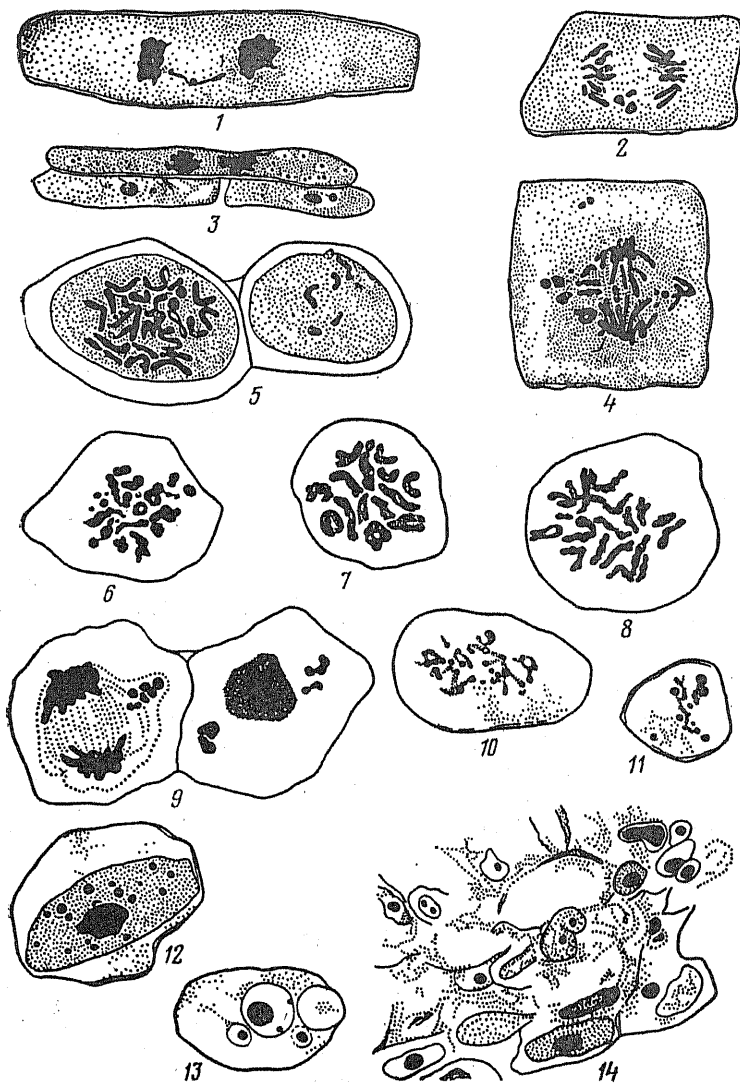


Рис. 89. Хромосомные аномалии в клетках корешка гороха под действием лучей Рентгена:

1 — мостики из хромосом, 2 — отставание хромосом в анафазе, 3 — торможение нормального процесса деления клетки, дробление хроматина, 4 — изменение структуры хромосом (патологическая анафаза), 5 — неправильное расхождение хромосом, 6, 7 — образование колец из хромосом, 8 — структурные изменения хромосом, 9 — возникновение добавочных полюсов, 10—12 — разрушение и дробление хроматина, 13 — образование микронуклеусов, 14 — разрушение ткани. По Атабековой.

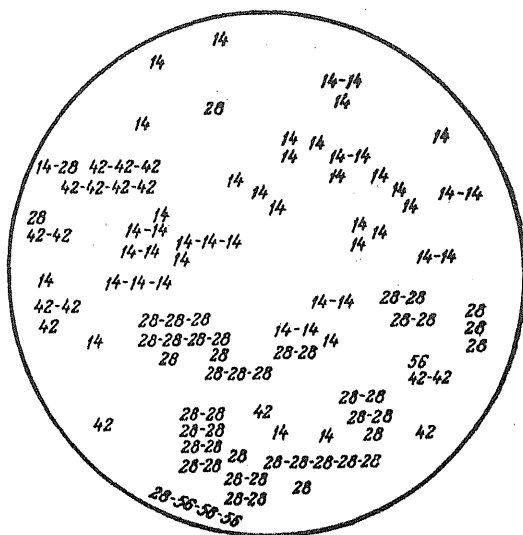


Рис. 90. Схема распределения хромосомных пластинок на поперечных срезах мозаичного корешка гороха, полученного из семян, после рентгеновского облучения в дозе 450Р По Атабековой.

его органы, а только локусы отдельных тканей. При этом образуются химерные части растений из клеток с различной плоидностью. Наличие в одной ткани участков с клетками различной плоидности называется *миксоплоидией*. Исследование поперечных срезов корешка гороха (*Pisum sativum*), облученного лучами Рентгена, показало, что разноплоидные клетки расположены в нем правильными вертикальными рядами. На приве-

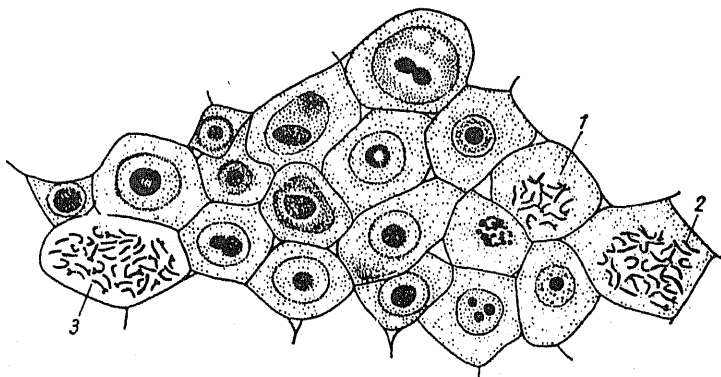


Рис. 91. Сектор клеток из мозаичного корешка гороха, облученного дозой 450 Р:

1 — диплоидная клетка, 2, 3 — полиплоидные. По Атабековой.

денной схеме (рис. 90) показано распределение этих клеток, образующих островки в мозаичном корешке гороха. Среди некоторого количества диплоидных клеток ($2n=14$) видны участки тетраплоидных ($4n=28$), гексаплоидных ($6n=42$) и октаплоидных ($8n=56$) клеток. На рисунке 91 изображен сектор клеток с отдельными экваториальными пластинками хромосом из миксоплоидной ткани корешка гороха. Явление миксоплоидии в большей или меньшей степени свойственно всем экспериментально получаемым полиплоидам.

Аномальные митозы и мейозы можно вызывать с помощью различных механических воздействий, в том числе и *декапитацией*, т. е. удалением верхушек побега. Опыты Винклера (1916) по искусственному образованию полиплоидных форм методом прививок весьма интересны, поскольку на полученных им тетраплоидах удалось показать, что различия в числе хромосом приводят к морфологическим изменениям. Причиной возникновения полиплоидов в опытах этого ученого были не прививки, а поранения растений, стимулирующие митотическое деление. Регенерация, т. е. восстановление утраченных или поврежденных органов и тканей, а также восстановление целого организма из отдельных тканей, происходящая за счет каллуса рубцевания, иногда приводит к образованию некоторого числа тетраплоидных побегов; именно поэтому декапитацию широко применяют у растений, способных к регенерации. Этот метод особенно эффективен для некоторых пасленовых, например, томатов.

Структурно-функциональные аномалии, наблюдаемые у одноклеточных и многоклеточных растительных организмов, могут возникать как спонтанно, так и при искусственном воздействии. Причем при нарушении какой-либо одной из клеточных функций в патологический процесс неизменно вовлекаются и другие клеточные отправления. Эти изменения можно наблюдать не только при изучении морфологии и жизнедеятельности клеточного ядра, но и других компонентов клетки — цитоплазмы, аппарата Гольджи, пластид, митохондрий, клеточных стенок и т. п.

Познание различных патологий клетки, с одной стороны, имеет большое общепатологическое значение, с другой — прикладное, связанное с задачами растениеводства и медицины.

**Вопросы
для
самопроверки**

1. Каким путем возникают полиплоидные ряды в природе и у каких родов они обнаружены?
2. Чем отличается автополиплоидия от аллополиплоидии?
3. В чем заключается сущность явления анэуплоидии у растений?
4. Каковы особенности мейотического деления у гаплоидов?
5. Какие хромосомные аномалии могут быть результатом неправильного течения мейоза?

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита

Микроспорогенез

На ранних этапах развития цветка вслед за образованием бугорков околоцветника закладываются бугорки тычинок, последние в виде комплекса меристематических клеток. В дальнейшем из нижней части бугорка развивается тычиночная нить, а из верхней — пыльник. Клетки бугорка пыльника сначала представляют собой меристему, в периферических слоях которой впоследствии дифференцируется группа клеток, отличающихся от остальных по структуре. Они содержат крупные ядра, ядрышки и густую цитоплазму и составляют гнездо пыльника. Обычно каждый пыльник имеет два гнезда, а каждая тычинка — два пыльника, соединенных между собой особой тканью — связником. Клетки, составляющие гнездо пыльника, называются *первичными клетками археспория* (рис. 92). Они интенсивно делятся тангентальными перегородками на *париетальные* и *вторичные клетки археспория*, или *спорогенные* клетки, которые впоследствии превращаются в материнские клетки микроспор — *микроспороциты*.

Париетальный слой в результате деления клеток в периклинальном и антиклинальном направлениях разделяется на три, а иногда и на большее число слоев: *фиброзный*, или *эндотеций*, один-два слоя средних клеток и внутренний *выстилающий* слой, или *тапетум*, непосредственно примыкающий к материнским клеткам микроспор. Клетки фиброзного слоя имеют своеобразные утолщения в виде особых поясков на боковых стенках, облегчающие растрескивание пыльников после того, как пыльца созреет. У клейстогамных и водных растений фиброзный слой отсутствует и растрескивание пыльников происходит после разрушения клеток у их вершины.

Принято различать жизнеспособность и оплодотворяющую способность (фертильность) пыльцы. *Жизнеспособность* — это способность клеток пыльцы к делению на тканях пестика; *фертильность* — способность их осуществлять полное оплодотворение. Пыльца, не способная к оплодотворению, называется стерильной. Стерильность может быть обусловлена присутствием в хромосомах гена абортивности пыльцы в гомозиготном состоянии (*генная стерильность*) и особенностями цитоплазмы, передающимися только по материнской линии (*цитоплазматическая мужская стерильность*).

Сравнительный анализ ультраструктуры эндотеция стенки пыльника кукурузы с цитоплазматической мужской стериль-

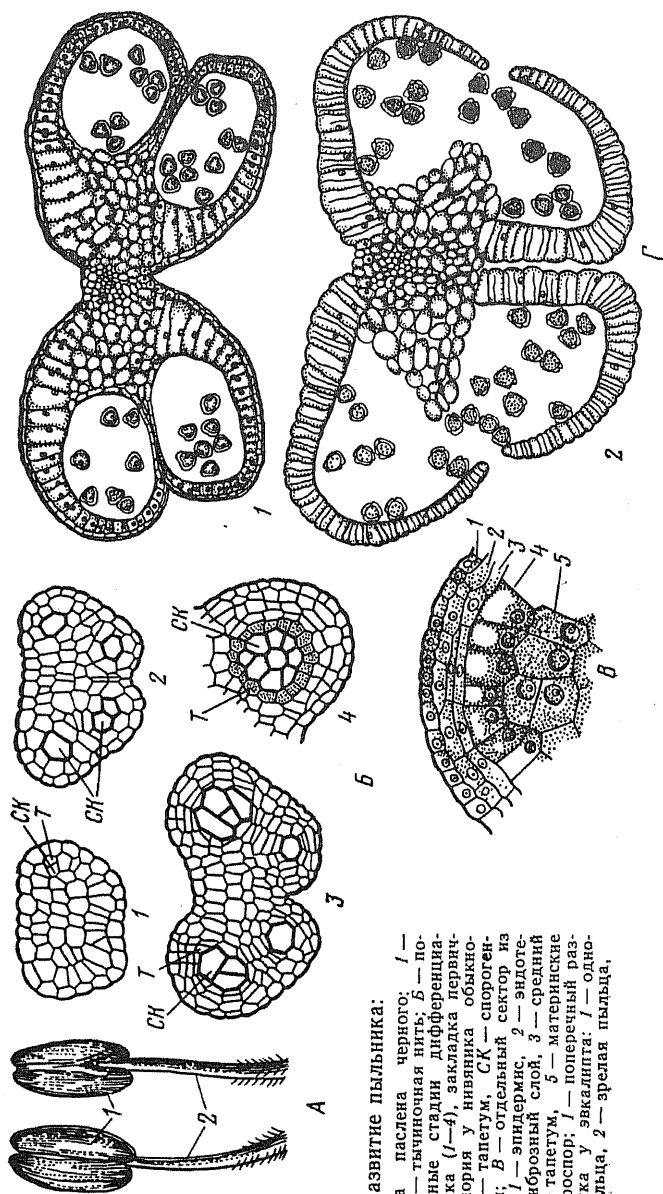


Рис. 92. Развитие пыльника:
 А — тычинка пастернака черного: 1 — пыльник, 2 — тычиночная нить; Б — последовательные стадии дифференциации пыльника (1—4), закладка первичного археспория у нивяника обыкновенного: Т — тапетум, СК — спорогенные клетки; В — отдельный сектор из пыльника: 1 — эпидермис, 2 — эндотеций, или фиброзный слой, 3 — средние клетки микроспор, 4 — тапетум, 5 — материнские клетки микроспора; 1 — поперечный разрез пыльника у эвкалипта; 1 — одноядерная пыльца, 2 — зрелая пыльца.

ностью на примере фертильных форм кукурузы ВИР-44 и ВИР-118 и их стерильных аналогов молдавского и техасского типов показал, что у фертильных растений клетки эндотеция содержат многочисленные пластиды с большим количеством крахмала. Вокруг крахмальных зерен формируются мембранные структуры, которые затем преобразуются в грани тилакоидов. Митохондрий в клетках эндотеция немного, они имеют электронно-плотный матрикс и четко выраженные кристы. Аппарат Гольджи представлен диктиосомами сначала с небольшим, а затем резко увеличивающимся числом пузырьков. Эндоплазматическая сеть цитоплазмы развита хорошо, гранулярная имеет большое количество рибосом, которые представлены в виде полисом и содержат много липидов.

В фазе одноядерной пыльцы у фертильных растений довольно много крахмальных зерен в пластидах, но затем они постепенно исчезают. В конце этой фазы развития пыльцы хлоропласты содержат большое количество тилакоидов, проламеллярных тел и осmioфильных глобул. Митохондрии имеют четко выраженные кристы. Аппарат Гольджи и эндоплазматическая сеть цитоплазмы хорошо развиты, причем в эндоплазматической сети наряду со свободными рибосомами встречаются полисомы.

В фазе одноядерной пыльцы у растений кукурузы с молдавским типом стерильности резких различий от вышеописанного типа ультраструктуры не отмечено. У растений же с техасским типом стерильности наблюдалось отставание в развитии пластид, большая часть которых имела единичные тилакоиды или совсем не имела их; митохондрии характеризовались плотным матриксом и слабо выраженными кристами; малочисленные рибосомы находились в свободном состоянии. Таким образом, в эндотеции стенки пыльника у кукурузы с техасским типом мужской стерильности в фазе одноядерной пыльцы обнаружены нарушения крахмального обмена, что приводит в дальнейшем к гибели пыльцевых зерен и стерильности зрелой пыльцы.

Тесный контакт между эпидермисом и фиброзным слоем осуществляется с помощью плазмодесм. Для покрытосеменных растений описаны следующие типы тапетума: *секреторный*, или *железистый*, когда оболочки клеток не распадаются и клетки разрастаются в продольном направлении (рис. 93, А, Б), и *амебозидный*, или *периплазмодий*, когда оболочки клеток исчезают и клетки сливаются в общую массу, заполняющую полость пыльника. Различают *типичный*, или *настоящий*, *периплазмодий*, при котором полностью растворяются оболочки всех клеток, и *нетипичный*, или *ненастоящий*, когда растворяются не все оболочки клеток (рис. 93, В, Г).

На ранних фазах развития клетки тапетума одноядерные, на более поздних они становятся двухъядерными и многоядерными (от 4 до 16). Ядра делятся митотически, но иногда пра-

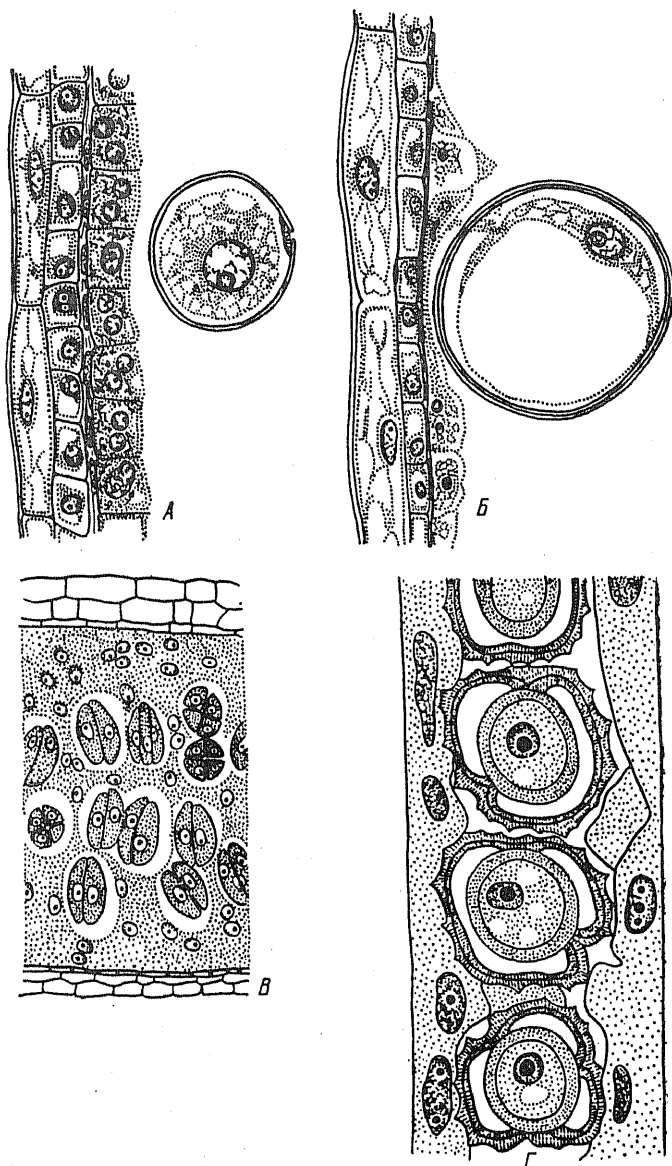


Рис. 93. Типы тапетума:

А, Б — секреторный у кукурузы; В — амeboидный (типичный периплазмодий) у *Ruppia rostellata*; Г — амeboидный (нетипичный периплазмодий) у *Crupina vilgaris*.

вильность митоза нарушается, что приводит к формированию гигантских полиплоидных ядер. Кроме того, известны случаи эндомитоза и формирования реституционных (слившихся) ядер в клетках тапетума. По мнению большинства эмбриологов, полиплоидность ядер тапетума тесно связана с его главной физиологической функцией — питанием растущих и развивающихся микроспор. Клетки тапетума богаты нуклеопротеидами, липидами, полисахаридами, витаминами, ферментами, аминокислотами, что указывает на его активное участие в биохимических процессах. С помощью электронной микроскопии в клетках тапетума обнаружены диктиосомы, пластиды, митохондрии, рибосомы, сферосомы и развитая эндоплазматическая сеть. Наиболее развит тапетум в период формирования тетрад микроспор. У некоторых видов покрытосеменных тапетум сохраняется до полного созревания пыльцевых зерен.

Методом электронной микроскопии были исследованы зрелые пыльники пшеницы, ржи и овса, а также тщательно изучена ультраструктура клеток тапетума. При этом установлено, что они ограничены пленкой не только с внутренней, но и с внешней (тангентальной) стороны. Обращенная внутрь гнезда пыльника пленка представляет собой сетчатое переплетение четковидных тяжей, в местах пересечения которых сосредоточены орбикулы, имеющие сферическую форму и покрытую шипиками поверхность. Эти тельца появляются на стадии одноядерных пыльцевых зерен, когда тапетум начинает распадаться. Функции орбикул пока не выяснены. Наружные шипики орбикул сливаются с тяжами сетчатого переплетения, что обеспечивает их прочное прикрепление. Пленка со стороны фиброзного слоя тапетума на поперечных срезах выглядит как непрерывная тонкая линия.

Материнские клетки микроспор в начале развития близко примыкают друг к другу и связаны плазмодесмами, в цитоплазме их имеются пропластиды, пластиды, митохондрии, рибосомы, аппарат Гольджи, сферосомы. Эндоплазматическая сеть в цитоплазме хорошо выражена. Ядра материнских клеток микроспор крупные, богаты ДНК, имеют многочисленные поры. По мере развития эти клетки обособляются друг от друга, свободно располагаясь в полости пыльника, в это время они усиленно растут и приступают к делению — мейозу. Процесс формирования микроспор из материнских клеток называется *микроспорогенезом*.

В результате мейоза из материнских клеток микроспор образуются тетрады микроспор, развивающиеся в дальнейшем в мужские гаметы. Существуют три типа образования тетрад микроспор (рис. 94): *сукцессивный* (последовательный), *промежуточный* и *симультаный* (одновременный).

При сукцессивном типе развития после первого деления мейоза возникает перегорodka из фрагмoplasta веретена, ко-

торая делит материнскую клетку на две дочерние и образует диаду клеток. После второго деления мейоза в каждой из дочерних клеток снова закладывается перегородка, в результате чего протопласт материнской клетки последовательно делится на четыре клетки (рис. 94, А).

При симультанном типе развития микроспор после первого деления мейоза клеточные перегородки не образуются и все четыре клетки возникают одновременно после второго деления путем заложения борозд с периферии к центру и перешнуровывания протопласта материнской клетки (рис. 94, В).

При промежуточном типе образования тетрад перегородок между ядрами после первого деления мейоза не образуется, а цитоплазма только начинает разделяться на две части; разделение это завершается после второго деления мейоза (рис. 94, Б).

Во время профазы первого деления мейоза вокруг материнских клеток микроспор откладывается каллоза, в образовании которой активное участие принимают диктиосомы и эндоплазматическая сеть. Каллоза имеет тонкую фибриллярную структуру и пронизана каналами. Являясь запасным полисахаридом, она участвует в обмене веществ при формировании микроспор.

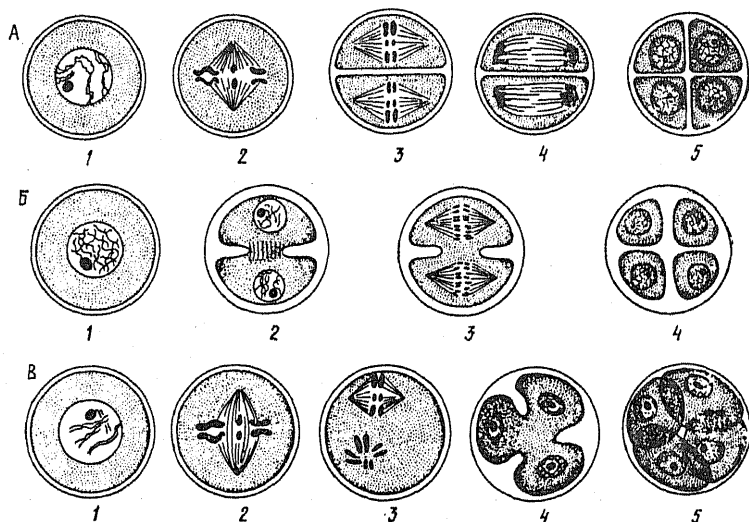


Рис. 94. Типы развития тетрад микроспор у покрытосеменных (схема):

А — сукцессивный (последовательный) тип: 1 — профазы I, 2 — метафазы I, 3 — метафазы II, 4 — анафазы II, 5 — тетрада микроспор; Б — промежуточный тип: 1 — профазы I, 2 — метафазы I, 3 — метафазы II, 4 — начало образования микроспор, 5 — тетрада микроспор; В — симультанный (одновременный) тип: 1 — профазы I, 2 — метафазы I, 3 — метафазы II (веретёна митотического аппарата развиваются в разных плоскостях), 4 — начало образования микроспор (разделение протопласта материнской клетки микроспор), 5 — тетрада микроспор. По Устиновой.

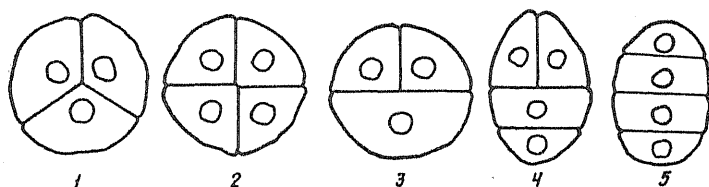


Рис. 95. Схема расположения микроспор в тетрадах:

1 — тетраэдрическое, 2 — изобилатеральное, 3 — расположение крест-накрест, 4 — Т-образное, 5 — линейное.

Вещества каллозы идут также на построение экзины, а кроме того, по мнению многих исследователей, предохраняют микроспоры от обезвоживания.

В литературе описано пять типов расположения микроспор в тетрадах: тетраэдрическое, изобилатеральное, крест-накрест, Т-образное и линейное (рис. 95). Из них наиболее часто встречаются тетраэдрическое и изобилатеральное.

У ряда видов покрытосеменных растений микроспоры в течение всего гаметогенеза остаются соединенными в тетрады (Вересковые, Ситниковые и др.) или более крупные группы, называемые поллиниями (Орхидные, Мимозовые), т. е. образуют сложную пыльцу.

Продолжительность пребывания микроспор в состоянии тетрад у большинства покрытосеменных растений, цветущих в жаркое время года, определяется несколькими часами или сутками. Например, у традесканции — 22 ч, а у лиственных древесных пород — 2—3 недели или более в зависимости от условий погоды во время микроспорогенеза.

Еще до растворения каллозной оболочки материнской клетки микроспор вокруг каждой микроспоры начинает формироваться собственная оболочка, называемая *первичной экзиной*. К этому времени уже можно определить расположение проростковых пор. Затем каллозная оболочка материнской клетки растворяется, а тетрада микроспор распадается на отдельные микроспоры, которые превращаются в пыльцевые зерна.

Спермиогенез

Из первичной экзины, сформировавшейся вокруг каждой микроспоры после растворения каллозной оболочки материнской клетки, и формируются собственные оболочки микроспор — *экзина* (наружная) и *интина* (внутренняя), с момента появления которых микроспоры превращаются в пыльцевые зерна.

Установлено, что эндоплазматическая сеть цитоплазмы микроспоры играет ведущую роль в формировании оболочек пыльцевых зерен и расположения проростковых пор. Экзина состоит из трех слоев: наружного, имеющего структурные утолщения —

сэкзины, или *эктэкзины*, следующего за ним слоя без структурных утолщений — *нэкзины*, или *эндэкзины*, и внутреннего, соприкасающегося с интиной, — *мезины*. Эктэкзина образована покровом, столбиками и подстилающим слоем. Развитие столбчатого слоя в эктэкзине всегда связано с ориентацией мембран эндоплазматической сети.

Эктэкзина и эндэкзина пронизаны каналами, с помощью которых содержимое зрелых пыльцевых зерен сообщается с окружающей средой в процессе обмена веществ. В экзине имеются поры, борозды, щели, достигающие интины. Эти образования называются *апертурами* (от лат. *apertus* — открытый), или *проростковыми порами*. Их число у различных представителей покрытосеменных растений варьирует в широких пределах (от 1 до 40). Наиболее часто встречаются пыльцевые зерна с одной или тремя порами.

Основная роль апертур состоит в транспортировке физиологически активных веществ к развивающейся микроспоре. На ранних этапах развития пыльцевых зерен в местах будущих апертур сохраняется плазменная мембрана; первичная экзина здесь не развивается, и лишь после растворения каллозы в районе апертуры на плазменной мембране начинают откладываться экзина и интина.

Интина представляет собой тонкую одно- или двухслойную пленку, имеющую волокнистую, мелкозернистую или пластинчатую структуру. Часто против апертур экзина интина образует утолщения.

В пыльцевом зерне злаков наблюдается закономерная ориентация клеточных стенок в тетраде микроспор и всегда четко определено расположение проростковой поры на стенке, прилегающей к наружным оболочкам пыльника. Утолщение интины под порой часто входит в отверстие поры. Проростковые поры бывают выпуклые и вогнутые, крупные и мелкие.

Пыльцевые зерна у разных видов покрытосеменных растений различаются структурой экзины и числом пор, а также величиной и формой. По форме они бывают округлые, эллиптические, тетраэдрические, бисквитообразные, удлинённые, треугольные. Величина и форма пыльцевых зерен являются систематическими признаками; для каждого вида эти признаки постоянны и связаны с приспособлением к тому или иному способу переноса пыльцы. Так, у большинства ветроопыляемых растений пыльцевые зерна мелкие, с гладкой экзиной, тогда как у энтомофильных растений они всегда крупные и имеют скульптурную экзину. Пыльцевой анализ ископаемых форм основан на исследовании экзины, сохраняющейся в геологических отложениях. Эта отрасль науки, изучающая пыльцу, называется *палинологией*, или *поллинистикой*.

После формирования оболочек пыльцевого зерна начинается деление первичного ядра, которое происходит в пыльниках

за несколько дней до раскрытия цветка. Первичное ядро пыльцевого зерна сначала находится в центре клетки, а после образования в цитоплазме крупной вакуоли оттесняется к оболочке, т. е. в момент первого деления оно располагается эксцентрично, вследствие чего возникающие в процессе деления клетки, а соответственно и их ядра всегда имеют разную величину.

В отличие от обычного митоза закладка веретена в метафазе I деления первичного ядра на разных полюсах происходит неодновременно: полюс, расположенный у оболочки клетки, где цитоплазмы меньше, развивается медленнее, чем противоположный, где имеется значительное количество цитоплазмы. В результате у многих видов покрытосеменных растений возникает асимметричное веретено.

Во время поздней анафазы из веретена развивается фрагмопласт, а на экваторе закладывается перегородка между сестринскими ядрами. Она находится ближе к одной стороне пыльцевого зерна из-за смещения ядра к оболочке клетки вакуолью, отчего и возникают две неравновеликие клетки.

Длительность митоза первичного ядра в пыльцевом зерне зависит от условий среды (температура, влажность воздуха), характера питания микроспор и особенностей развития тапетума пыльника. Так, в пыльцевых зернах традесканции длительность отдельных фаз митоза в период гаметогенеза следующая (при температуре 30°C): профазы — 30—34 ч (наибольшая часть этого времени приходится на раннюю профазу), метафазы и анафазы — по 0,5, телофазы — 0,2 ч. Весь митоз длится от 31,2 до 35,2 ч (Бишоп, 1950).

Вслед за делением первичного ядра пыльцевого зерна начинается цитокинез с образованием двух клеток: большой — *вегетативной* с жидкой вакуолизированной цитоплазмой и крупным округлым ядром и меньшей по размеру — *генеративной*, имеющей густую цитоплазму с высоким содержанием РНК и более плотное, богатое ДНК ядро. Различия в структуре этих двух клеток пыльцевого зерна и их ядер проявляются вскоре после их образования. Сначала генеративная клетка одной своей стороной плотно прижата к оболочке пыльцевого зерна, но в дальнейшем она растет внутрь полости пыльцевого зерна, принимая веретенообразную форму. При этом поверхность ее соприкосновения с оболочкой пыльцевого зерна уменьшается. Постепенно генеративная клетка отделяется от оболочки пыльцевого зерна и переходит внутрь цитоплазмы вегетативной клетки (рис. 96).

В основе развития генеративной клетки лежит тесное взаимодействие ее с вегетативной, которая по отношению к генеративной является сестринской. Расположение генеративной клетки в полости пыльцевого зерна, когда она со всех сторон окружена цитоплазмой вегетативной клетки, наилучшим образом

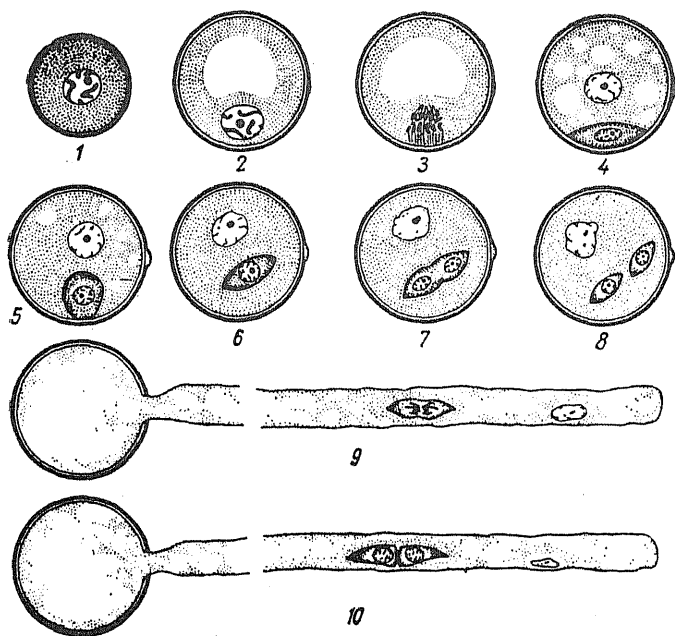


Рис. 96. Схема развития мужского гаметофита:

1 — микроспора, 2 — образование вакуоли в цитоплазме микроспоры, 3 — деление первичного ядра микроспоры. (стадия метафазы), 4, 5 — образование двух клеток — вегетативной и генеративной (последняя прижата к оболочке), 6, 7 — деление генеративной клетки в пыльцевом зерне, 8 — спермий-клетки в пыльцевом зерне, 9, 10 — образование спермиев-клеток в пыльцевой трубке.

обеспечивает ее питание. В то время как вегетативная клетка растет и развивается за счет питательных веществ извне, генеративная это делает только за счет питательных веществ вегетативной клетки, цитоплазма которой очень богата липидами, полисахаридами (крахмал), аминокислотами, нуклеиновыми кислотами (РНК) и витаминами. Таким образом, вегетативная клетка пыльцевого зерна служит исходным материалом для развития генеративной. Различия в характере обмена веществ этих двух клеток определяют их разную дифференциацию.

Электронно-микроскопические исследования показали, что генеративная клетка пыльцевого зерна, как и вегетативная, содержит рибосомы, митохондрии, пропластиды, пластиды, диктиосомы, лизосомы, сферосомы, липидные глобулы, вакуоли и элементы эндоплазматической сети. Генеративная клетка имеет очень тонкую прозрачную и легкопроницаемую оболочку, что облегчает ей обмен веществ с вегетативной клеткой. Эта оболочка, видимо, состоит из полисахарида каллозы, но есть сведения о том, что генеративная и вегетативная клетки отграничены друг от друга собственными плазмалеммами (рис. 97).

Форма генеративной клетки в пыльцевом зерне в процессе ее развития варьирует от округлой, шарообразной, линзовидной, серповидной до веретенообразной. Неодинаков в генеративных клетках и объем цитоплазмы. У покрытосеменных растений различают многоплазменные и малоплазменные генеративные клетки.

У ряда однодольных растений развитие генеративной клетки обстоятельно изучено на культуре пыльцевых трубок на искусственных питательных средах. Развитие мужского гаметофита у многих представителей двудольных растений исследовали на фиксированном материале.

У большинства покрытосеменных растений процесс формирования мужского гаметофита заканчивается, когда пыльцевые зерна становятся двухклеточными. Образование мужских половых клеток — спермиев (спермиогенез) происходит при прорастании пыльцы в пыльцевой трубке. Процесс деления ядра гене-

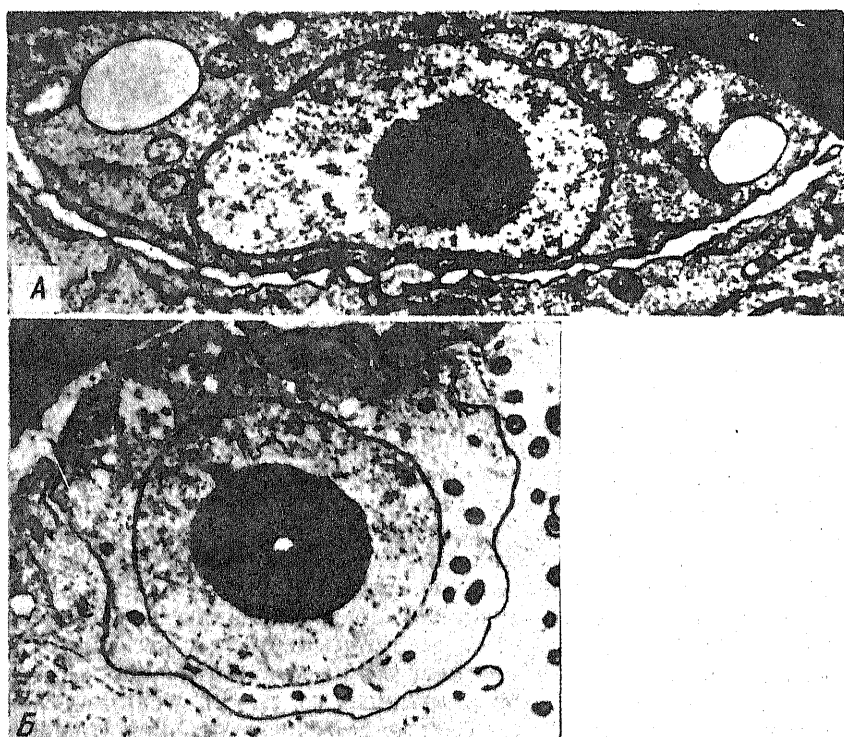


Рис. 97. Электронная микрофотография вегетативных и генеративных клеток в пыльцевых зернах у льна:

А — линзовидная генеративная клетка расположена возле экзины; Б — генеративная клетка свободно лежит в цитоплазме вегетативной клетки. В обеих клетках видны вакуоли, митохондрии, пластиды. Оболочки ядер пронизаны многочисленными порами (Vazart, 1969).

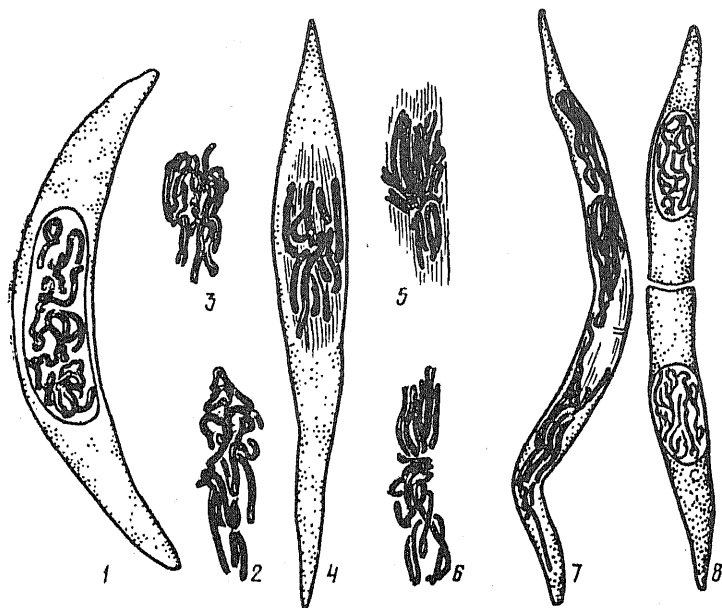


Рис. 98. Деление генеративной клетки в пыльцевой трубке на искусственной среде у лилии:

1 — профаза, 2, 3 — расположение хромосом в экваториальной плоскости, 4, 5 — метафаза, 6 — ранняя анафаза, 7 — поздняя анафаза, 8 — спермид-клетки.

ративной клетки в пыльцевой трубке идет по типу обычного митоза (рис. 98).

При описании митоза спермиогенеза в пыльцевой трубке некоторые исследователи указывают на слабое развитие веретена в метафазе у некоторых видов растений (гнездовка). Вместе с тем у других представителей растительного мира (тюльпаны, лилии) формирование веретена хорошо выражено. Разделение протопласта генеративной клетки осуществляется во время цитокинеза. В редких случаях цитокинез не происходит, а образуется двухъядерная генеративная клетка.

Оболочка спермиев очень тонкая, прозрачная, что способствует тесному взаимодействию клеток спермиев с вегетативной клеткой, за счет которой они растут и развиваются.

У многих видов покрытосеменных растений спермиогенез происходит в пыльниках до наступления цветения. В последнем случае к моменту раскрытия цветков в зрелых пыльцевых зернах уже имеются готовые мужские гаметы — спермии (рис. 99). Трехклеточный тип образования пыльцы, по мнению большинства эмбриологов, более прогрессивен в сравнении с двухклеточным.

В зависимости от количества цитоплазмы, окружающей ядра мужских гамет, спермии могут быть *многоплазменными* и *малоплазменными*. При электронно-микроскопических исследованиях установлено, что спермии имеют те же органеллы, что и генеративные клетки. Так, в цитоплазме спермиев у свеклы обыкновенной обнаружены митохондрии, рибосомы, диктиосомы, микротрубочки, фрагменты эндоплазматической сети.

Форма и величина спермиев независимо от места их возникновения (в пыльцевом зерне или пыльцевой трубке) у различных видов покрытосеменных растений сильно варьируют. По форме спермии могут быть округлыми, овальными, линзовидными, эллиптическими, веретенообразными, серпообразными, спиральными, червеобразными. Возможны изменения формы и в процессе онтогенеза: молодые спермии более округлые, а зре-

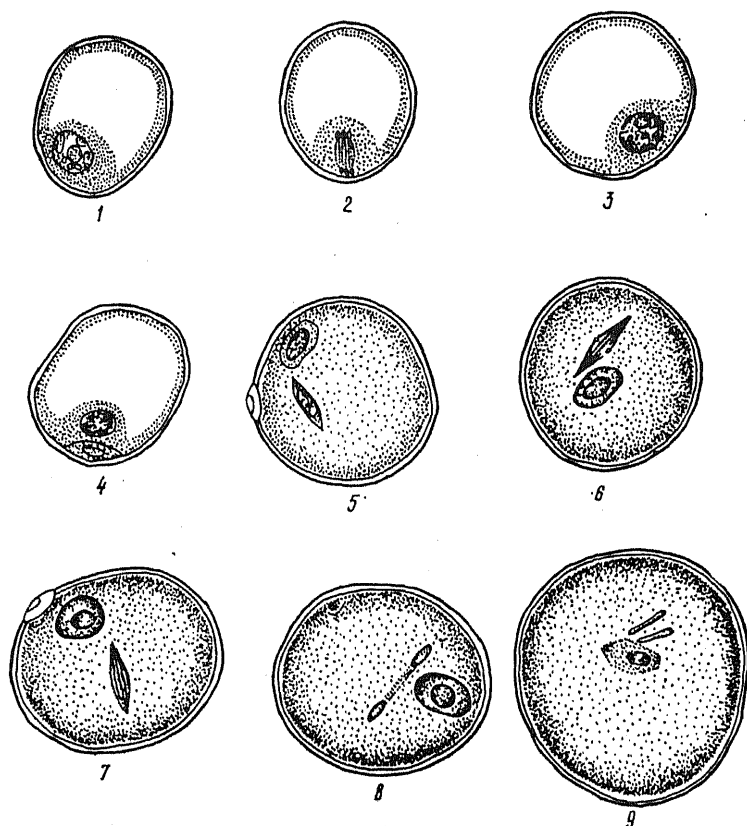


Рис. 99. Развитие мужского гаметофита у кукурузы:

1—3 — деление первичного ядра пыльцевого зерна, 4 — образование вегетативной и генеративной клеток в пыльцевом зерне, 5—8 — образование спермиев-клеток (спермиогенез), 9 — зрелое пыльцевое зерно кукурузы. По Поддубной-Арнольди.

лые — удлинённые. Спермии бывают мелкие, средние и крупные; для двудольных типичны мелкие, реже средние спермии, для однодольных — крупные и средние.

Обычно спермии на одном конце заострены, а на другом — притуплены (см. рис. 98). Ядра спермиев часто лишены ядрышек, хотя у некоторых растений (различные виды орхидных, лилейных) они имеются. Работами С. Г. Навашина, Е. Н. Герасимовой-Навашиной и других показано, что ядра спермиев до конца развития последних сохраняют телофатическое состояние.

Необходимо отметить важную физиологическую роль вегетативного ядра во время формирования спермиев в пыльцевом зерне и пыльцевой трубке. Оно участвует в накоплении нуклеоплазмы в пыльцевом зерне, обеспечивает нормальную жизнедеятельность вегетативной клетки и принимает участие в росте пыльцевой трубки и развитии спермиев.

На основании многочисленных наблюдений за развитием пыльцевых трубок *in vitro* М. С. Навашиным было установлено, что движение генеративной клетки и спермиев совершается пассивно и определяется током цитоплазмы пыльцевой трубки.

Пыльца отдельных видов покрытосеменных растений сохраняет жизнеспособность от нескольких часов до нескольких месяцев и даже лет: у злаковых (кукуруза, пшеница, рожь) при благоприятных условиях хранения — от 1 до 3 дней, у розанных — от 25 до 30, у лилейных — от 60 до 70, у нарцисса — 72, у подсолнечника — 386 дней. У многих видов тюльпанов пыльца остается жизнеспособной в течение 400 дней. При замораживании до 190°C у некоторых видов растений она сохраняет жизнеспособность около 4—9 лет. Наиболее благоприятные для хранения пыльцы низкая температура и умеренная влажность.

Количество пыльцы в пыльниках многих покрытосеменных растений (особенно анемофильных) очень велико. Так, одно растение кукурузы в среднем способно производить до 50 млн. пыльцевых зерен. Главнейшие запасные вещества зрелой пыльцы — крахмал и жиры. Кроме того, в пыльце многих покрытосеменных обнаружены белки, нуклеиновые кислоты, аминокислоты, сахара, каротин и каротиноиды, гетероауксин, аскорбиновая кислота, а из ферментов — пероксидаза, цитохромоксидаза, каталаза, амилаза, диастаза, инулаза, мальтаза, протеаза, липаза, нуклеаза, карбоангидраза, карбоксилаза, редуктаза, рибонуклеаза и др. У некоторых видов отмечено также наличие неорганических веществ, в частности фосфора, железа, меди, магния, натрия, кальция и некоторых других.

**Вопросы
для
самопроверки**

1. В чем сущность микроспорогенеза?
2. Чем отличается симультанный тип образования микроспор от сукцессивного и промежуточного?
3. Как протекает процесс формирования мужского гаметофита?
4. Каковы основные отличия в строении генеративной клетки и вегетативной?

Макроспорогенез и развитие женского гаметофита

Формирование семязпочки и макроспорогенез

Совокупность женских генеративных органов в цветке называется *гинецеем*, или *пестиком*. Полностью сформированный пестик развивается из одного или нескольких сросшихся между собой плодолистиков и имеет завязь, столбик и рыльце. В зависимости от числа плодолистиков завязь может быть одно-, двух-, трех- и многогнездной. В полости завязи закладываются бугорки семязпочек, в каждой из них в дальнейшем развивается женский гаметофит — *зародышевый мешок*. Место заложения и прикрепления семязпочек к завязи называется *семязносец*, или *плацентой*.

Классификация типов пестиков и плацентации у покрытосеменных растений была разработана А. Л. Тахтаджяном (1941, 1948, 1959). Им установлено два типа плацентации: поверхностная и по швам. При поверхностной плацентации семязпочки сидят на боковых частях плодолистика или расположены на его стенке. При плацентации по швам семязпочки могут размещаться как вблизи краев плодолистиков (угловая плацентация), так и вдоль швов (постенная плацентация; иногда семязпочки сидят вдоль отделившихся от пластинок швов, образуя центральную колонку (свободная, или центральная, плацентация). Различают два основных типа пестиков: *апокарпный*, образующийся из свободных плодолистиков (рис. 100, I, II), и *ценокарпный*, развивающийся из сросшихся плодолистиков. В зависимости от степени и характера срастания плодолистиков ценокарпный пестик бывает трех подтипов: *синкарпный* (III), *паракарпный* (IV) и *лизикарпный* (V). Каждому типу пестиков соответствует определенный тип плацентации: апокарпному — поверхностная и угловая, синкарпному — угловая, паракарпному — постенная и лизикарпному — свободная центральная плацентация.

Семязножка, или *фуникулюс*, с помощью которой семязпочка

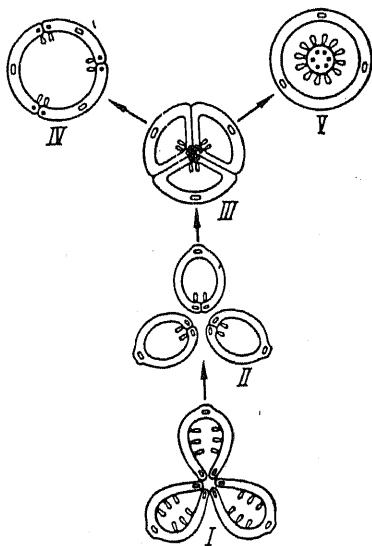


Рис. 100. Основные типы гинецея и плацентации у покрытосеменных. По Тахтаджяну. Пояснения в тексте.

прикрепляется к плаценте, — это орган проведения питательных веществ из завязи в семяпочку. Вскоре после формирования бугорок семяпочки начинает усиленно развиваться и дифференцироваться. Центральная часть бугорка превращается в *нуцеллус* семяпочки, образуемый клетками типичной меристемы. По бокам нуцеллуса закладываются бугорки, развивающиеся в покровы семяпочки — так называемые *интегументы*, которые растут по направлению от основания нуцеллуса к его верхушке.

У семяпочки покрытосеменных растений имеется один, а чаще два интегумента: наружный и внутренний.

В зависимости от числа интегументов семяпочки делят на *однопокровные* и *двупокровные*. На верхушке семяпочки интегументы не смыкаются между собой и образуют канал, называемый *пыльцевходом*, или *микропиле*, через который в дальнейшем пыльцевые трубки внедряются в семяпочку и зародышевый мешок. Микропилярный канал, возникающий из наружного интегумента семяпочки, называется *экзостомом*, а из внутреннего — *эндостомом*. Как правило, оба эти канала располагаются на одном уровне и только в редких случаях (например, у резеды) смещены по отношению друг к другу.

Вполне сформированная семяпочка состоит из нуцеллуса, одного или двух интегументов и семяножки. Значительно чаще встречаются семяпочки без семяножки, т. е. сидячие, как это можно наблюдать у представителей подсемейства Мятликовидные.

Нижняя часть семяпочки, примыкающая к семяножке, называется *халазой*, или *халазальной* частью, а верхняя — *микропилярной* частью.

Форма, величина и количество семяпочек в завязи сильно варьируют у различных видов покрытосеменных растений.

В зависимости от строения различают следующие пять типов семяпочек: прямая — *атропная*, обращенная — *анатропная*, полуобращенная — *гемитропная*, изогнутая — *кампилотропная* и *амфитропная* (рис. 101). Среди указанных типов семяпочек имеются переходные формы. В качестве критерия для классификации семяпочек взято расположение микропиле по отношению к про-

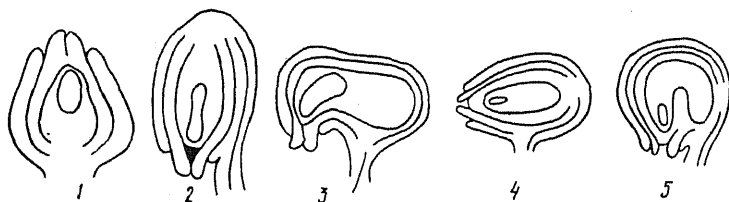


Рис. 101. Типы семяпочек (схема):

1 — атропная (прямая), 2 — анатропная (обращенная), 3 — кампилотропная (изогнутая), 4 — гемитропная (полуобращенная), 5 — амфитропная.

дольной оси нуцеллуса семязпочки. У покрытосеменных растений наиболее распространена анатропная семязпочка.

Нуцеллус состоит из клеток с тонкими целлюлозными оболочками.

В качестве запасных веществ в них обычно накапливаются полисахариды, липиды, белки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты, реже встречаются гетероауксины, витамины (аскорбиновая кислота), дубильные вещества и кристаллы минеральных солей. Кроме того, клетки нуцеллуса содержат окислительные ферменты — пероксидазу, цитохромоксидазу и др. Из клеточных органелл в цитоплазме клеток нуцеллуса обнаружены рибосомы, митохондрии, пластиды (лейкопласты).

По степени развития нуцеллуса различают семязпочки *красинуцеллятные* — с мощным нуцеллусом и *тенуинуцеллятные* — со слабо выраженным нуцеллусом, представленным часто только одним-двумя слоями клеток. В таких семязпочках нуцеллус сильно редуцирован и обычно лизируется во время развития зародышевого мешка.

Форма семязпочки, а также степень развития нуцеллуса имеют важное систематическое и филогенетическое значение. Тенуинуцеллятные семязпочки, возникшие из красинуцеллятных, характерны для более высокоорганизованных семейств (Спайнолепестные).

У семязпочек тенуинуцеллятного типа внутренний эпидермис интегумента отличается по форме клеток и их содержанию от других клеток интегумента и часто развивается в *интегументальный тапетум семязпочки*, или *эндотелий*. Его клетки имеют некоторое сходство с клетками тапетума пыльника. Интегументальный тапетум типичен для семязпочек с одним интегументом (однопокровных) и у спайнолепестных встречается чаще, чем у раздельнолепестных. У двупокровных семязпочек интегументальный тапетум описан только для некоторых видов из семейств: Тыквенные, Ленные, Первоцветные, Лилейные и др.

Тапетум семязпочки развивается по секреторному типу. Он образуется из внутреннего эпидермиса интегумента на ранних стадиях дифференциации семязпочки, обычно при развитии женского археспория. К началу мейоза составляющие его клетки, для которых характерны таблитчатая форма, наличие густой цитоплазмы и двух крупных ядер, образуют плотный чехол вокруг материнской клетки макроспор. В это время клетки тапетума вытянуты в радиальном направлении, перпендикулярно поверхности зародышевого мешка. На поздних стадиях развития семязпочки, во время дифференциации зародыша, внутренние стенки клеток тапетума часто кутинизируются, они выполняют защитную функцию.

Цитоплазма клеток тапетума содержит много запасных и физиологически активных веществ: углеводов, белков, витами-

нов (аскорбиновая кислота), разнообразных ферментов (амилаза, протеаза и др.), переводящих питательные вещества в усвояемую для зародышевого мешка форму.

Наибольшего развития клетки тапетума достигают в период формирования зародышевого мешка, когда в их цитоплазме можно наблюдать гранулярную эндоплазматическую сеть с параллельными мембранами, развитый аппарат Гольджи, множество рибосом и микротрубочек. Основная функция тапетума — снабжение зародышевого мешка питательными веществами. По мнению ряда исследователей, клетки тапетума выполняют также барьерную функцию, препятствуя вымыванию этих веществ из зародышевого мешка.

Проводящая система семязачатка сначала бывает представлена тяжами клеток прокамбия, которые по мере созревания семязачатка развиваются в сосудистые пучки и состоят главным образом из ксилемы (кольчатых и спиральных сосудов); элементы флоэмы часто отсутствуют. У большинства покрытосеменных растений проводящая система дифференцирована недостаточно и имеет характер протоксилемы. Комплексы сосудов проходят из семязачатка в халазу нуцеллуса и заходят в интегументы, обеспечивая тем самым поступление питательных веществ в семязачаток, зародышевый мешок и зародыш. Поступление пластических веществ в верхние слои клеток семязачатка происходит также в результате интенсивного межклеточного обмена. Иногда наблюдается редукция проводящей системы вплоть до почти полного ее исчезновения.

В субэпидермальном слое нуцеллуса семязачатка закладывается *женский археспорий*. У покрытосеменных растений он бывает двух типов: одноклеточный и многоклеточный. Многоклеточный археспорий встречается у примитивных форм покрытосеменных и является исходным типом. Одноклеточный археспорий, встречающийся у большинства видов покрытосеменных, возник из многоклеточного и считается более прогрессивным. В одних случаях клетка женского археспория сразу превращается в *материнскую клетку макроспора*, в других — после образования одной, двух или более кроющихся париеальных клеток. В материнской клетке макроспор происходит мейоз, причем заложение перегородок во время первых двух делений происходит последовательно, в результате чего образуется тетрада макроспор с гаплоидным числом хромосом. Этот процесс называется *макроспорогенезом*. Расположение макроспор в тетраде чаще бывает линейным или Т-образным.

Для макроспоры, как и для клетки археспория, характерна полярность, основанная на разнокачественности цитоплазмы и ядра в верхней и нижней частях клетки. Установлено, что синтез белков и нуклеиновых кислот в верхней части клетки идет интенсивнее, чем в нижней.

Развитие женского гаметофита — зародышевого мешка

Типы развития зародышевых мешков. Существует несколько классификаций типов развития зародышевых мешков у покрытосеменных растений. В основу наиболее современных из них положены такие показатели, как число делений, начиная от макроспоры и кончая зрелым зародышевым мешком, число макроспор, участвующих в образовании зародышевых мешков, общее число ядер и клеток, входящих в состав зародышевого мешка. Особо следует отметить классификацию И. Д. Романова (1971), как наиболее полно отражающую филогению зародышевого мешка у покрытосеменных растений (рис. 102).





































































Тип зародышевого мешка	Материнская клетка макроспоры	Деления					Зрелый зародышевый мешок
		I	II	III	IV	V	
<i>Polygonum - mun</i>							
<i>Oenothera - mun</i>							
<i>Allium - mun</i>							
<i>Fritillaria - mun</i>							
<i>Plumbagella - mun</i>							
<i>Peperomia - mun</i>							
<i>Penaea - mun</i>							
<i>Drusa - mun</i>							
<i>Plumbago - mun</i>							
<i>Adoxa - mun</i>							
<i>Tulipa tetraphylla - mun</i>							
<i>Eriostemones - mun</i>							

Рис. 102. Типы зародышевых мешков покрытосеменных растений (Романов, 1971).

Тип развития зародышевого мешка, по И. Д. Романову, определяется: числом макроспор, образующих зародышевые мешки (моно-, би- и тетраспорические); числом митозов, происходящих в онтогенезе зародышевого мешка от образования материнской клетки макроспор до яйцеклетки; поляризацией, или конечным распределением ядер, в зрелом зародышевом мешке.

В зависимости от числа макроспор, участвующих в развитии, зародышевые мешки делят на три группы: односпоровые — моноспорические; двуспоровые — биспорические; четырехспоровые — тетраспорические.

Моноспорические зародышевые мешки представлены двумя типами: восьми- и четырехъядерными (*Polygonum*- и *Oenothera*-типами). Зародышевый мешок у них развивается только из одной макроспоры, остальные три отмирают.

При развитии восьмиядерного двухполюсного зародышевого мешка из халазальной макроспоры (*Polygonum*-тип) происходит пять делений: первое и второе деления мейоза и три остальных — митоза. Этот тип имеет самый продолжительный онтогенез и является наиболее распространенным (описан у 80% всех исследованных покрытосеменных растений). Большинство эмбриологов считает *Polygonum*-тип развития зародышевого мешка более примитивным, исходным. Восьмиядерный зародышевый мешок впервые был описан у *Polygonum divaricatum* Страсбургером в 1879 г.

Oenothera-тип — упрощенный тип развития, зародышевый мешок при этом типе развития содержит только четыре ядра и образуется из микропилярной макроспоры. Весь цикл состоит из четырех делений, в результате которых образуются яйцевой аппарат из трех клеток и верхнее полярное ядро. Антиподы отсутствуют.

Биспорические зародышевые мешки. *Allium*-тип развития характеризуется формированием зародышевого мешка из нижней халазальной двухъядерной макроспоры. В результате четырех делений образуется восьмиядерный двухполюсный зародышевый мешок.

Тетраспорические зародышевые мешки отличаются большим разнообразием строения и представляют собой полиморфную группу. В ее пределах описано десять типов развития зародышевых мешков. При их образовании ни в первом, ни во втором делении мейоза цитокинеза не происходит. Между собой отдельные типы различаются как по числу возникающих ядер и клеток, так и по способу их расположения.

Наиболее близок к *Polygonum*-типу по строению зародышевого мешка *Adoxa*-тип (ранее известен как *Lilium*-тип). Зародышевый мешок в процессе этого типа развития образуется в результате первого и второго делений мейоза и одного митоза (всего три деления) и имеет короткий онтогенез. В формировании такого зародышевого мешка принимают участие все четыре ядра

макроспор. Зрелый зародышевый мешок двухполюсный, восьмиядерный. (Наиболее характерный для покрытосеменных растений восьмиядерный зародышевый мешок может формироваться при трех типах развития: *Polygonum*, *Allium*, *Adoxa*.)

При развитии по *Fritillaria*-типу в результате двух делений мейоза возникают четыре ядра макроспор, из которых одно располагается в верхней части клетки, а остальные — в нижней. Сливаясь, ядра нижней части зародышевого мешка образуют триплоидное ядро ($3n$). Затем происходит третье деление, в результате которого в верхней части зародышевого мешка появляются два гаплоидных ядра, а в нижней — два триплоидных. После четвертого деления образуется восьмиядерный двухполюсный зародышевый мешок.

Тетрада микропилярных ядер образует яйцевой аппарат и верхнее полярное ядро, а тетрада халазальных ядер превращается в три антиподы и нижнее полярное ядро. При слиянии верхнего и нижнего полярных ядер образуется ядро центральной клетки зародышевого мешка, содержащее тетраплоидный набор хромосом ($4n$).

Plumbagella-тип довольно близок к *Fritillaria*-типу, но более прост (три деления: два деления мейоза и один митоз). Здесь также после мейоза происходит слияние трех ядерных макроспор в халазальной части зародышевого мешка, но затем следует только одно деление, после которого в четырехъядерном зародышевом мешке происходит дифференциация на яйцеклетку, центральную клетку с двумя полярными ядрами, содержащими гаплоидное и триплоидное число хромосом, и одну антиподу с триплоидным ядром.

Plumbago-тип отличается тетраполярным расположением ядер и клеток в зародышевом мешке. Характерная особенность его — расположение ядер после второго деления мейоза крест-накрест. Затем происходит только одно деление и образуются четыре пары ядер, дифференцирующихся следующим образом: одно ядро в микропилярной зоне зародышевого мешка становится ядром яйцеклетки, четыре ядра сливаются и дают ядро центральной клетки зародышевого мешка, три других сохраняют прежнее положение и вместе с окружающей их цитоплазмой образуют три постенные клетки. Эти клетки часто не сохраняются, в результате чего зрелый зародышевый мешок имеет упрощенное строение и состоит только из яйцеклетки и тетраплоидного ядра центральной клетки ($4n$), образовавшегося от слияния четырех полярных ядер.

Tulipa tetraphylla-тип характеризуется восьмиядерным зародышевым мешком, образующимся в результате трех делений (два деления мейоза и один митоз). В зрелом зародышевом мешке яйцевой аппарат состоит из пяти клеток, центральная клетка содержит два полярных ядра. В халазальном конце зародышевого мешка имеется одна антипода.

Eriostemon-тип очень сходен с предыдущим, отличаясь от него наличием семи клеток в яйцевом аппарате, присутствием одного полярного ядра и отсутствием антипод.

Другие типы тетраспорических зародышевых мешков имеют более сложное строение и содержат шестнадцать ядер. К ним относятся *Perogonia*-, *Repaea*- и *Grusa*-типы. При образовании шестнадцатиядерных зародышевых мешков происходит четыре деления (по два деления мейоза и митоза).

При *Perogonia*-типе после двух делений мейоза возникают четыре ядра макроспор, лежащих крест-накрест. В результате последующего (третьего) деления образуются восемь ядер, которые располагаются попарно по периферии зародышевого мешка; затем происходит четвертое деление, дающее шестнадцать ядер, половина которых, концентрируясь в центре полости зародышевого мешка, дает при слиянии октаплоидное ($8n$) ядро центральной клетки. В микропилярной части зародышевого мешка возникает яйцевой аппарат, состоящий из одной яйцеклетки; остальные семь ядер отходят к стенке зародышевого мешка, окружаются цитоплазмой и образуют систему постенных клеток. При этом типе развития антиподы отсутствуют, зародышевый мешок полиполярен.

При *Repaea*-типе ядра после второго, третьего и четвертого делений всегда располагаются крестообразно, в результате образуется четырехполюсный зародышевый мешок с четырьмя группами ядер. Затем в каждой тетраде возникают клетки, напоминающие яйцевой аппарат, а оставшиеся ядра от каждой тетрады сливаются в центре зародышевого мешка, образуя тетраплоидное ($4n$) ядро центральной клетки. Как правило, яйцеклетка функционирует только в микропилярной группе клеток.

При формировании зародышевого мешка по *Grusa*-типу ядра макроспор после мейоза располагаются так же, как и при *Fritillaria*-типе ($1+3$), но халазальные ядра не сливаются. В результате двух делений мейоза возникают четыре ядра макроспор, из которых одно лежит в микропилярной части зародышевого мешка, а три — в халазальной; последующие два деления приводят к образованию шестнадцати ядер: четырех в микропилярной и двенадцати в халазальной. Яйцевой аппарат формируется из трех ядер микропилярной тетрады, а четвертое отходит к центру полости зародышевого мешка, превращаясь в верхнее полярное ядро. В халазальной части зародышевого мешка образуется 11 клеток антипод и нижнее полярное ядро.

В литературе по эмбриологии растений встречаются указания на отклонения в строении зародышевых мешков у некоторых покрытосеменных растений, например присутствие в яйцевом аппарате более одной яйцеклетки в результате преобразования синергид.

К основным закономерностям развития различных типов зародышевых мешков у покрытосеменных растений относятся син-

хронность ядерных делений и полярность в расположении ядер и клеток.

Макроспорогенез и гаметогенез у них составляют единую цепь клеточных делений, завершающим звеном которой является формирование женского гаметофита крайне упрощенного строения, превратившегося во внутренний орган спорофита. Развитие его максимально сокращено и структура доведена до нескольких клеток. Однако несмотря на морфологическую редукцию, зародышевый мешок состоит из обособленной системы клеток, отличающихся четкой функциональной дифференциацией на разных этапах их развития.

Зародышевый мешок у покрытосеменных имеет свой независимый путь развития и, несомненно, представляет качественно новое явление, присущее только данной группе растений. Среди других групп высших растений (археγονиальные, голосеменные) он не встречается. Поэтому все попытки установить преемственную связь между строением женского гаметофита голосеменных и зародышевым мешком покрытосеменных пока ни к чему не привели.

Развитие женского гаметофита по *Polygonum*-типу. Первое деление ядра халазальной макроспоры является началом формирования женского гаметофита и приводит к образованию двухъядерного зародышевого мешка. В результате двух последующих делений развиваются соответственно четырехъядерный и восьмиядерный зародышевые мешки (рис. 103).

Деление ядер в зародышевом мешке всегда сопровождается их расхождением к полюсам и образованием центральной вакуоли. Эти деления следуют одно за другим и на разных полюсах происходят синхронно, в результате на каждом полюсе образуются комплексы сначала из двух, затем из четырех ядер. Деление ядер, как правило, сопровождается одновременным ростом зародышевого мешка в длину и усиленной вакуолизацией цитоплазмы.

После третьего деления начинается образование клеток на противоположных концах зародышевого мешка, в микропилярной части которого развивается яйцевой аппарат, состоящий из трех клеток и верхнего полярного ядра, а в халазальной части — три антиподы и нижнее полярное ядро. Таким образом, зрелый зародышевый мешок, развившийся по *Polygonum*-типу, состоит из шести клеток и двух полярных ядер. У многих видов полярные ядра сливаются еще до оплодотворения, образуя *вторичное ядро*, располагающееся в центральной клетке зародышевого мешка.

Яйцевой аппарат в зрелом зародышевом мешке состоит из яйцеклетки и двух синергид. Этот комплекс клеток всегда имеет очень своеобразные морфологические и физиологические особенности (рис. 104, 105). Для микропилярной части зародышевого мешка, где располагается яйцевой аппарат, наиболее харак-

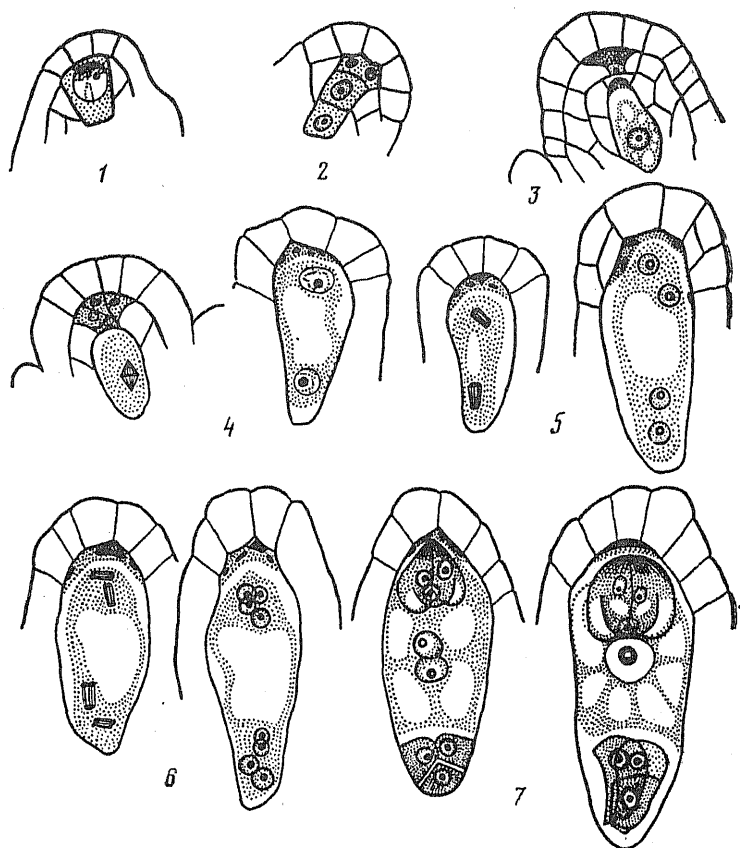


Рис. 103. Развитие зародышевого мешка Polygonum-типа у мышехвостника маленького (*Myosurus minimus*):

1 — археспориальная клетка, 2 — тетрада макроспор, 3 — одноядерный зародышевый мешок и три отмирающие макроспоры, 4 — первое деление одноядерного зародышевого мешка и образование в нем двух ядер, 5 — образование четырехядерного зародышевого мешка, 6, 7 — образование зрелого зародышевого мешка с яйцевым и антиподальным аппаратами, а также с центральной клеткой, в которой расположено вторичное ядро, образовавшееся путем слияния двух полярных ядер. По Черноярову.

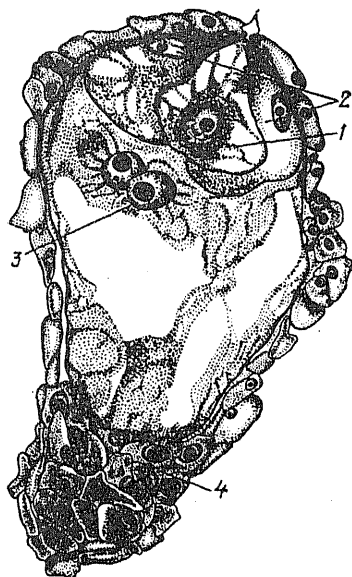
терны интенсивный синтез белков, максимальная концентрация РНК и кислая реакция цитоплазмы.

Яйцеклетка обычно занимает среднее положение в яйцевом аппарате, она крупнее синергид, имеет удлиненную или грушевидную форму, содержит крупное ядро с большим ядрышком.

Следует отметить четкую полярность в расположении оргanelл в яйцеклетке и своеобразную вакуолизацию ее цитоплазмы в процессе созревания. Ядро яйцеклетки всегда находится в нижней (**апикальной**) части клетки и окружено густой цитоплазмой, содержащей большое количество РНК, кислых белков

Рис. 104. Зрелый зародышевый мешок у кукурузы:

1 — яйцеклетка, 2 — синергиды (в цитоплазме виден нитчатый аппарат), 3 — центральная клетка с двумя полярными ядрами, 4 — комплекс антипод.



и других соединений, необходимых для ее жизнедеятельности; вакуоль формируется в верхней части яйцеклетки.

По своей структуре яйцеклетка отличается от всех клеток зародышевого мешка высокой физиологической и метаболической активностью. В ее цитоплазме имеются хорошо развитая эндоплазматическая сеть с многочисленными рибосомами, аппарат Гольджи, пластиды, митохондрии, сферосомы. Пластиды, характеризующиеся сложной мембранной системой, содержат крахмал. Оболочка яйцеклетки пронизана плазмодесмами; в нижней части яйцеклетки она представлена плазмалеммой, которая непосредственно контактирует с плазмалеммой синергид и центральной клетки. Ядро яйцеклетки также покрыто оболочкой, имеющей поры.

Синергиды по строению и величине довольно однотипны. Чаще всего они имеют грушевидную или вытянутую форму. Ядро в синергиде располагается в верхней части, где сосредоточена цитоплазма; вакуоль обычно развивается в нижней части. Изучение ультраструктуры оболочек ядер синергид показало, что они имеют многочисленные поры, связывающие их с каналами эндоплазматической сети цитоплазмы.

Синергиды очень быстро растут и дифференцируются. Их верхние концы у некоторых видов растений (Тыквенные, Астровые) имеют особые крючкообразные или зубовидные выросты. В этой части синергид из гемицеллюлозы и пектиновых веществ формируется своеобразная морфологическая структура — *нитчатый*, или *фибриллярный*, аппарат. Под электронным микроскопом видно, что он представляет собой выросты оболочки очень тонкой структуры, направленные внутрь клетки. Этот аппарат играет важную роль в процессе проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок при оплодотворении.

Нитчатый аппарат погружен в цитоплазму с развитой эндоплазматической сетью. В нижней части синергид, где обычно находится вакуоль, эндоплазматическая сеть развита более слабо. В центральной части синергид помещается аппарат Гольджи. Рибосом в цитоплазме немного, они свободные или связаны с

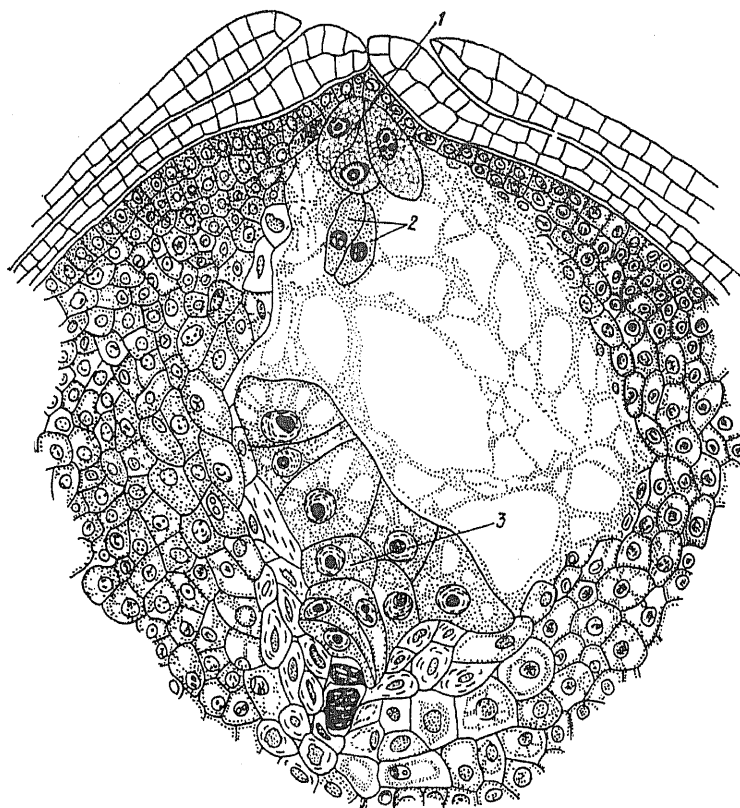


Рис. 105. Зрелый зародышевый мешок у пшеницы:

1 — яйцевой аппарат, 2 — центральная клетка с двумя полярными ядрами, 3 — комплекс антипод.

мембранами эндоплазматической сети. Митохондрии и пластиды располагаются между ядром и нитчатым аппаратом.

Вблизи яйцевого аппарата видна *центральная клетка* зародышевого мешка, включающая два полярных ядра. Электронно-микроскопические исследования позволили выявить интересные особенности ее структуры. Цитоплазма центральной клетки ограничена плазмалеммой и содержит много митохондрий, пластид, развитый аппарат Гольджи и многочисленные каналы эндоплазматической сети в виде длинных тяжей, окутывающих полярные ядра. Рибосомы в изобилии располагаются свободно или прикреплены к мембранам эндоплазматической сети. Пластиды имеют хорошо выраженную ламеллярную структуру и содержат крупные крахмальные зерна. Митохондрии физиологически высокоактивны, что соответствует существующим представлениям о трофической функции центральной клетки.

В халазальном конце зародышевого мешка развивается обладающий большой изменчивостью *комплекс антипод*. Он состоит из трех клеток. У многих видов покрытосеменных растений число клеток антипод в результате митозов значительно увеличивается, образуя группу активно функционирующих клеток, называемую *антиподальным аппаратом*. Комплекс антипод у большинства представителей семейства Роасеае состоит из 30—60 клеток, а у бамбука — даже из 300. Клетки антипод могут быть одно-, двух- и многоядерными, их ядра в результате эндомитозов становятся гигантскими и имеют высокополиплоидные числа хромосом. Часто они содержат политенные хромосомы, формирование которых особенно подробно изучено у твердой пшеницы.

Политенизация хромосом в ядрах антипод, по наблюдениям Е. В. Ивановской (1976), начинается за два дня до цветения пшеницы. Процесс идет синхронно во всех хромосомах ядра как следствие активной эндомитотической деятельности (редупликации) хромонем. Образование политенных хромосом, содержащих большое количество хромонем, приводит к значительному увеличению размеров ядер. Политенные хромосомы в антиподах описаны также у ячменя, в ядрах эндосперма кукурузы, в волосках и клетках эндосперма различных видов тыквенных, в ядрах гаусториев эндосперма погремка и ядрах синергид многих видов лука.

Для антипод характерна секреторная активность.

Большое морфологическое разнообразие антиподам придает различное распределение плазмодесм в оболочках. Их цитоплазма насыщена органеллами. В ней встречаются хорошо развитые пластиды, митохондрии, рибосомы и осmioфильные гранулы. Значительно развит аппарат Гольджи. Ядра содержат ДНК, а цитоплазма антипод — различные запасные и физиологически активные вещества, а также ферменты. Обилие и морфологическое разнообразие рибосом на каналах эндоплазматической сети цито-



Рис. 106. Зрелый зародышевый мешок подсолнечника с четырьмя антиподами; нижняя развивается в гаусторий; в цитоплазме клеток яйцевого аппарата и центральной клетки видны капли жира. По Устиновой.

плазмы антипод дают основание считать антиподы зародышевого мешка местом активного белкового синтеза.

Довольно хорошо изучены антиподы аконита. Для ядер антипод этого растения характерна высокая степень полиплоидии. Наличие в антиподах большого количества рибосом и крупного лопастевидного ядрышка указывает на активность белкового синтеза (объем ядрышка и интенсивность синтеза белка в клетках антипод взаимосвязаны). Изучение ультраструктуры антипод зародышевого мешка у аконита показало, что перед оплодотворением их цитоплазма имеет выраженную полярность, насыщена органеллами (главным образом пластидами и митохондриями), обладающими большой функциональной активностью. Однако крахмальных зерен в них не обнаружено.

В антиподах отмечено четкое разграничение в вакуолизации микропилярного и халазального полюсов. В функции этих клеток входят транспорт питательных веществ из халазы в зародышевый мешок, а также участие в преобразовании поступающих метаболитов. Являясь аппаратом питания зародышевого мешка, антиподы на определенном этапе его развития становятся центром абсорбции, переработки и транспорта питательных веществ из халазы семязпочки в зародышевый мешок, т. е. являются как бы пищеварительными клетками. У аконита антиподы сохраняются вплоть до созревания семени; они окружены четко выраженной, но неоднородной клеточной оболочкой: в базальной части она втрое толще, чем в апикальной; внутренняя поверхность ее имеет многочисленные разветвленные выросты. Наиболее сильно эти выросты развиты в местах непосредственного контакта антипод друг с другом. Плазмалемма антипод имеет многочисленные инвагинации самой разнообразной формы.

Клетки антипод других растений часто развивают врастающие в нижнюю часть семязпочки гаустории (рис. 106), при помощи которых происходит интенсивное поступление питательных веществ из халазы семязпочки в зародышевый мешок. Эти клетки работают по типу железистой ткани.

Зародышевый мешок, имеющий тонкую плазматическую оболочку, располагается, как правило, в центре семязпочки, что наилучшим образом обеспечивает его снабжение питательными веществами. Основными запасными питательными веществами зародышевого мешка являются крахмал и жир; имеются также белки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты, пектиновые вещества, каллоза, аскорбиновая кислота, гетероауксин, сульфгидрильные группы и окислительные ферменты.

**Вопросы
для
самопроверки**

1. Как развивается семязпочка и из каких частей она состоит?
2. В чем заключается специфика отдельных элементов зародышевого мешка на примере *Polygonum*-типа?
3. Каковы отличительные особенности односпоровых, двуспоровых и четырехспоровых зародышевых мешков?
4. В чем сходство и различие в строении зародышевого мешка по типам *Polygonum*, *Allium*, *Fritillaria*?

РАЗМНОЖЕНИЕ

Амфимиксис

Размножение растений с помощью оплодотворения называется *амфимиксисом*. Оплодотворение у растений — многообразный физиологический процесс, состоящий из опыления, развития пыльцевых трубок и слияния половых клеток. Все эти этапы связаны между собой и взаимообусловлены, причем ведущим является слияние ядер половых клеток.

Принято различать *прогамную фазу оплодотворения*, включающую прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок, и *фазу гамогенеза* — слияния ядер половых клеток.

У покрытосеменных растений существуют два типа опыления: *самоопыление (автогамия)* и более прогрессивное в эволюционном отношении и чаще встречающееся в природе *перекрестное опыление (ксеногамия)*. При автогамии рыльце опыляется пылью того же цветка. У некоторых растений (арахис, фиалка, кислица и др.) самоопыление происходит в нераскрывшихся цветках и пыльца, прорастая еще в пыльниках, образует пыльцевые трубки, которые направляются к рыльцу и затем по проводниковой ткани столбика пестика достигают зародышевого мешка. Такой способ самоопыления при закрытом цветении называется *клеистогамией*. Особую форму самоопыления представляет *гейтеногамия*, наблюдающаяся у раздельнополых, но однодомных растений, у которых женские цветки опыляются пылью мужских цветков того же растения.

Большинство покрытосеменных растений имеет обоеполые цветки, в которых обычно мужские и женские генеративные органы закладываются и развиваются одновременно, что обеспечивает перекрестное опыление. Явление одновременного развития тычинок (андроцея) и пестиков (гинецея) называется *дихогамией*. Более раннее созревание тычинок по сравнению с созреванием пестика называется *протерандрией*, а более раннее созревание пестика — *протогинией*. У покрытосеменных растений протандрия наблюдается чаще, чем протогиния, встречающаяся лишь у отдельных представителей семейств: Крестоцветные, Лилейные (некоторые виды лука), Пасленовые и Мятликовые (пшеница). Таким образом, вслед за раскрытием околоцветника или венчика чаще первыми растрескиваются пыльники тычинок и только потом созревает пестик. При формировании на одном побеге двух видов цветков (мужских и женских) сначала развиваются соцветия мужских цветков, а затем женских. К таким растениям относятся кукуруза и некоторые лиственные древесные породы, например береза, ольха, орешник, дуб.

Другим приспособлением для перекрестного опыления является *разностолбчатость*, или *гетеростилия*, описанная у ряда видов семейств Первоцветные, Гречишные, Бурачниковые.

Ч. Дарвин на основе большого экспериментального материала детально описал явление гетеростилии у 40 видов растений из 16 семейств и показал его биологическое значение. Основана гетеростилия на диморфизме длины тычинок и столбиков пестиков, что обуславливает развитие двух форм цветков: с длинными столбиками пестиков и короткими тычинками — длинностолбчатая форма, с короткими столбиками и длинными тычинками — короткостолбчатая форма. Лучшие результаты получаются при *легитимном* опылении (от лат. *legitimus* — законный), т. е. когда пыльца длинностолбчатых цветков опыляет рыльца короткостолбчатых, и худшие — при *иллегитимном* опылении (от лат. *illegitimus* — незаконный), когда пыльца короткостолбчатых цветков опыляет рыльца длинностолбчатых.

Перекрестное опыление у растений осуществляется преимущественно при переносе пыльцы ветром — *анемофилия* и насекомыми — *энтомофилия*; значительно реже пыльца переносится водой — *гидрофилия*.

У растений, опыляемых ветром, в пыльниках обычно содержится огромное количество мелкой пыльцы, легко переносимой воздушными течениями на большие расстояния. Растения, опыляемые насекомыми, имеют крупную пыльцу с шероховатой или шиповатой экзиной и большим числом пор.

Строение рыльца пестика также в известной степени зависит от способа опыления. У анемофильных растений, в частности у злаков и ряда лиственных пород (бук, береза и др.), оно отличается большей поверхностью вследствие развития многочисленных волосков и долей, удерживающих пыльцу. У энтомофильных растений рыльце бывает лопастным или головчатым, поверхность его усеяна железистыми волосками (сосочками), которые выделяют липкие вещества (секреты), помогающие удерживать пыльцу. В клетках волосков рыльца есть хлоропласты и хромопласты, имеющие мембранную структуру.

Програмная фаза

У большинства покрытосеменных растений пыльца при оптимальных условиях начинает прорастать вскоре после попадания на рыльце пестика. Сначала пыльцевое зерно набухает, затем из проростковой поры, или бороздки, в экзине появляется пыльцевая трубка в виде небольшого сосочка. Иногда пыльца начинает прорастать одновременно несколькими пыльцевыми трубками (Тыквенные, Мальвовые), из которых обычно только одна продолжает развиваться, остальные быстро отмирают. У растений с пыльцевыми зернами, собранными в тетрады или поллинии, сразу

образуется по несколько пыльцевых трубок (Вересковые, Орхидные и др.).

Быстрому прорастанию пыльцы способствуют секреты, выделяемые клетками рыльца. Следовательно, последние не только удерживают пыльцу на рыльце, но и оказывают на нее физиологическое воздействие. Секреты клеток рыльца содержат сахара и сложную смесь липидных и фенольных соединений. В ранние фазы развития пыльцевые трубки растут главным образом за счет запасных питательных веществ пыльцы, но впоследствии они начинают использовать содержимое клеток рыльца, столбика, завязи и семяпочки. При прорастании пыльцы в пестике большую роль играют выделяемые им ростовые гормоны.

Биохимический состав, строение и рост пыльцевых трубок. Пыльца и пыльцевые трубки у покрытосеменных растений по физико-химическим и биохимическим показателям четко отличаются от пестика, а это — необходимое условие для нормального интенсивного обмена, обеспечивающего оплодотворение.

Гистохимические анализы позволили установить общность окислительного режима пыльцы и пыльцевых трубок у различных представителей покрытосеменных растений. Многие исследователи обнаружили в них амилазу, дегидразу, инвертазу, карбоксилазу, каталазу, липазу, нуклеазу, пектазу, протеазу, кислую фосфатазу, цитазу, цитохромоксидазу и др. При этом установлено, что наиболее интенсивно биохимические процессы протекают в кончике пыльцевой трубки.

Пыльцевая трубка представляет собой своеобразную, хорошо отрегулированную полярную систему с определенным градиентом концентрации физиологически активных веществ, повышающимся к ее кончику. Здесь значительно усиливаются процессы обмена в результате интенсивного использования метаболитов, поступающих из клеток проводниковых тканей пестика. Пыльцевая трубка растет не по всей длине, а лишь своим кончиком, причем рост происходит не плавно, а скачкообразно.

При исследовании структуры прорастающего пыльцевого зерна и растущей пыльцевой трубки выяснено, что их оболочка является физиологически активной структурой; через нее идет обмен веществ между содержимым пыльцевого зерна, пыльцевой трубки и клетками рыльца. Оболочка пыльцевой трубки состоит из целлюлозы, пектиновых веществ и каллозы, в ней обнаружены ферменты, аскорбиновая кислота, следы гетероауксина, сульфгидрильные соединения.

Электронно-микроскопические исследования показали, что при прорастании пыльцы и росте пыльцевых трубок в пестике материнского цветка наблюдается усиленная деятельность всех элементов цитоплазмы пыльцевой трубки: вокруг вегетативного ядра образуются новые нити эндоплазматической сети, многочисленные рибосомы группируются в полисомы, а разнообразные по форме митохондрии имеют хорошо развитые кристы, наблю-

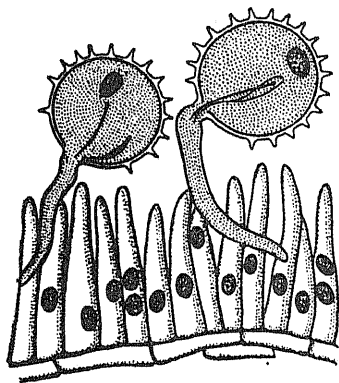


Рис. 107. Прорастание пыльцы на рыльце пестика у подсолнечника. По Устиновой.

дается также множество амилопластов и сферосом. Диктиосомы аппарата Гольджи проявляют высокую секреторную активность: кончик пыльцевой трубки содержит большое количество пузырьков Гольджи, которые принимают участие в построении его оболочки. Исследования на кукурузе показали, что в этот период терминальными цистернами аппарата Гольджи вырабатывается множество пузыревидных структур, участвующих в формировании пыльцевой трубки. В процессе роста пыльцевой трубки гидролизуются пластидный крахмал, повышается содержание моносахаридов и липидов.

Способы продвижения пыльцевых трубок по каналам столбика. По мере роста и развития пыльцевые трубки, внедряясь между сосочками и волосками рыльца, проникают в его ткани, а затем в ткани столбика пестика. Они растут по межклетникам ткани рыльца, так как выделяют специальные ферменты (пектиназу, цитазу), растворяющие межклеточные вещества. Между пыльцевыми трубками, тканями рыльца и столбика пестика устанавливается физиологическое взаимодействие (рис. 107).

При прорастании пыльцы и росте пыльцевых трубок наблюдается активное движение цитоплазмы, которое может быть струйчатым, волнообразным, циркуляционным, ротационным или фонтанирующим.

Продвижение пыльцевых трубок в столбике пестика осуществляется различными путями и зависит от типа его строения; описаны столбики с открытым, полуоткрытым и закрытым каналами. Столбики с открытым каналом встречаются у маковых, вересковых, лилейных, мятликовых, они имеют внутренний эпидермис, состоящий из жизнедеятельных тонкостенных клеток, которые способствуют росту и развитию пыльцевых трубок. Часто на поверхности стенок этих клеток выделяется слизь, облегчающая питание и движение пыльцевых трубок. Иногда в клетках внутреннего эпидермиса развиваются боковые выросты типа сосочков, врастающие в полость канала (например, у тюльпанов).

Второй тип столбиков — с полуоткрытым каналом. Характеризуется большим разнообразием строения проводящих путей, от ясно выраженного узкого канала до почти замкнутого, заполненного одним-двумя слоями клеток секреторного типа, цитоплазма которых богата ферментами и гормонами. Форма этих клеток обычно вытянутая, расположены они рыхло; ткань канала — с развитой системой межклетников, по которым и проходят пыль-

цевые трубки; растут они обычно за счет интенсивного обмена веществ с клетками проводниковой ткани. Пыльцевая трубка ограничена очень тонкой проницаемой мембраной, обеспечивающей интенсивный обмен ее содержимого с окружающими клетками столбика пестика во время продвижения к завязи. Столбики этого типа описаны у пасленовых, мальвовых и других двудольных.

Столбики третьего типа — закрытые, сплошные (Ивоцветные и др.) и короткие. Продвижение пыльцевых трубок по ним иногда сопровождается разрушением или сдавливанием некоторой части клеток паренхимы столбика, растворением межклеточного вещества и разъединением клеток.

Таким образом, пыльцевые трубки в тканях столбика растут *эктотропно*, т. е. по каналам или по поверхности проводниковой ткани, или *эндотропно* — внутри проводниковой ткани по межклетникам, раздвигая рыхлосоединенные клетки. Электронно-микроскопические и гистохимические исследования клеток проводниковой ткани столбиков показали, что продукты гидролиза их пектиновых оболочек используются растущими пыльцевыми трубками.

Физиологическая роль столбика пестика. Известно, что количество запасных и физиологически активных веществ (сахаров, витаминов, ферментов) в разных участках по длине столбика неодинаково, в результате чего процесс обмена вдоль того пути, по которому происходит рост пыльцевых трубок, изменяется. Очевидно, пестику присуще явление физиологической полярности, о чем можно судить по изменению концентрации водородных ионов (рН ИЭТ) в клетках разных участков пестика: верхняя часть его (рыльце) имеет более низкое значение рН по сравнению с нижней. Выяснено также, что у многих видов покрытосемянных значительная часть ферментов и физиологически активных веществ (цитохромоксидаза, полифенолоксидаза, пероксидаза, гетероауксин, аскорбиновая кислота и др.) сосредоточена преимущественно в основании столбика.

Проявление полярности пестика — необходимое условие нормального развития пыльцевых трубок в его тканях, так как пыльцевая трубка, цитоплазма которой имеет слабощелочную реакцию, будет расти в направлении уменьшения кислотности, т. е. от рыльца к завязи. Физиологическое состояние проводящих путей пестика на всем их протяжении изменяется в направлении от рыльца к зародышевому мешку, что обеспечивает направленный рост пыльцевых трубок.

Проникновение пыльцевых трубок в завязь и вращание их в зародышевой мешок. После того как пыльцевая трубка вращается в ткань рыльца пестика, в нее из пыльцевого зерна переходят спермии или генеративная клетка с вегетативным ядром. Вслед за выходом генеративной клетки в пыльцевую трубку у покрытосемянных растений с двуклеточным типом строения мужского

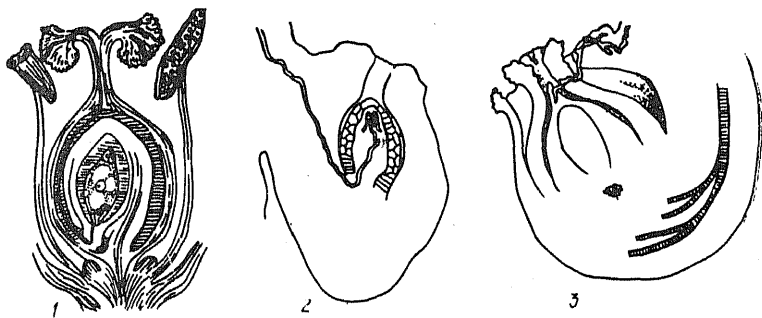


Рис. 108. Способы прохождения пыльцевой трубки в пестиках:
1 — порогамия, 2 — халазогамия, 3 — мезогамия (Навашин, 1898).

гаметофита происходят деление ядра генеративной клетки и образование спермиев (спермиогенез). К моменту вхождения пыльцевых трубок в нижнюю часть столбика и в завязь спермии уже сформированы. На основании многих работ, посвященных спермиогенезу, установлено, что деление ядра генеративной клетки в пыльцевой трубке протекает по типу митоза с той лишь разницей, что метафазная пластинка часто закладывается под углом к продольной оси пыльцевой трубки, поэтому хромосомы располагаются на большом пространстве.

Проникая в завязь, пыльцевые трубки растут по внутренней ее стенке и достигают семязпочек. У покрытосеменных растений наиболее распространены случаи вставания пыльцевой трубки в зародышевый мешок непосредственно через канал семязпочки — микропиле. Этот наиболее простой и короткий путь называется *порогамией*, или *акрогамией* (рис. 108). Второй тип — *апорогамия* — встречается значительно реже. Частным случаем апорогамии является *халазогамия*, или *базигамия*, когда пыльцевая трубка проникает через халазу семязпочки, т. е. минуя микропиле, спускается по семязпочке и через интегумент подходит снизу к нуцеллусу, по которому поднимается к верхней части семязпочки и входит в зародышевый мешок. Это явление впервые было открыто Н. О. Трейбом (1891) в семействе Казуариновые. Несколько позднее С. Г. Навашин и В. В. Финн (1894) установили халазогамию у древесных растений (береза, лещина, граб, грецкий орех и др.).

Третий тип — *мезогамия*. В этом случае пыльцевая трубка проникает сбоку между халазой и микропиле; она проходит через интегументы и нуцеллус семязпочки ближе к верхней его части и попадает в зародышевый мешок, изливаясь в зоне яйцевого аппарата. Этот способ проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок является промежуточным между поро- и спорогамией и встречается крайне редко; описан у вяза, кипрейника, манжетки, а также у тыквенных.

Продолжительность периода от опыления до оплодотворения у разных видов растений варьирует в довольно значительных пределах; от нескольких минут (пшеница) до нескольких часов, дней и даже месяцев (бук, береза). Большое влияние на скорость прохождения этого процесса оказывают условия внешней среды, в частности температурный фактор. Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок сильно тормозятся при температуре ниже 5°C и активизируются при ее повышении. Так, у ячменя при 5°C пыльцевые трубки достигают зародышевого мешка через 2 ч 20 мин, а при 23°C — через 20 мин. У дурмана при температуре 11,1°C пыльцевые трубки растут со скоростью 1,28 мм в час, а при 33,3°C — 5,86 мм в час, т. е. в 4 раза быстрее. Эти данные наглядно иллюстрируют большую чувствительность пыльцевых трубок к изменению температуры. Оптимальные значения температуры для роста пыльцевых трубок находятся в интервале 20—30°C.

Развитие пыльцевых трубок в тканях пестика зависит и от способа опыления; как правило, при перекрестном пыльцевые трубки растут значительно быстрее, чем при самоопылении. У петунии при перекрестном опылении пыльцевые трубки достигают основания столбика через 36 ч, тогда как при самоопылении рост их сильно задерживается, а часто совсем останавливается в столбике пестика.

Наблюдения за развитием пыльцевых трубок в пестике подсолнечника при разных способах опыления показали, что многочисленны пыльцевые трубки при использовании смесей пыльцы достигали основания столбика пестика через 30—40 мин после опыления; при опылении малым количеством пыльцы (5—10 пыльцевых зерен) рост пыльцевых трубок сильно замедлялся и первые пыльцевые трубки достигали основания столбика только через 2—3 ч, при нанесении же большого количества пыльцы пыльцевые трубки в столбике росли более интенсивно и обнаруживались у основания столбика через 40—50 мин.

Чрезвычайно медленно растут пыльцевые трубки при отдаленных скрещиваниях (межвидовых, межродовых) из-за генетической несовместимости скрещиваемых видов. В этих случаях пыльцевые трубки нередко прекращают рост на разных уровнях столбика пестика или растут настолько медленно, что достигают семязпочек тогда, когда зародышевый мешок уже дегенерировал. Подобным образом развиваются пыльцевые трубки и у гетеростильных растений. Например, у гречихи при легитимном опылении слияние половых клеток происходит через 18 ч, а при иллегитимном — только через 72 ч, и оплодотворения во втором случае часто не происходит.

При обильном опылении большое количество пыльцевых зерен прорастает на рыльце пестика и многочисленные пыльцевые трубки проникают в столбик, но большинство из них не доходит до семязпочки и зародышевого мешка. И все же есть немало

примеров проникновения в зародышевый мешок нескольких пыльцевых трубок. При обильном опылении оно наблюдается у ряда представителей покрытосеменных растений (*Crepis capillaris*, *Scilla sibirica*, *Taraxacum kok-saghyz*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, *Triticum vulgare* и др.). Е. И. Устиновой (1967) отмечены случаи проникновения двух, трех и более пыльцевых трубок в один и тот же зародышевый мешок у кукурузы и подсолнечника, а В. А. Поддубной-Арнольди (1976) — у *Taraxacum kok-saghyz* до 6 пыльцевых трубок.

Независимо от числа пыльцевых трубок, достигших зародышевого мешка, в оплодотворении обычно принимают участие только спермии первой пыльцевой трубки, остальные же используются зародышевым мешком и яйцеклеткой как источник питательных веществ.

Фаза гамогенеза

Правильным представлением об оплодотворении у покрытосеменных мы обязаны выдающемуся русскому цитологу-эмбриологу С. Г. Навашину, открывшему в 1898 г. *двойное оплодотворение* у лилейных и астровых. Он впервые показал, что у цветковых растений при оплодотворении один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, а другой — с ядром центральной клетки или полярными ядрами (рис. 109).

Оплодотворение у покрытосеменных растений происходит следующим образом. Первая пыльцевая трубка, попадая в зародышевый мешок, изливается в одну из синергид, содержащее которой проникает в зону яйцевого аппарата. После излияния пыльцевой трубки в синергиду спермии попадают в плазму зародышевого мешка. Затем один из спермиев внедряется в яйцеклетку и сливается с ее ядром, а другой — с ядром центральной клетки. Как правило, этому предшествуют слияние полярных ядер и образование ядра центральной клетки зародышевого мешка. Однако в некоторых случаях слияние полярных ядер и спермия происходит одновременно или сначала спермий сливается с одним из полярных ядер, а затем оплодотворенное полярное ядро сливается с неоплодотворенным.

Впоследствии из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) образуется *зародыш*, а из оплодотворенного ядра центральной клетки — *эндосперм*. Двойное оплодотворение присуще всем систематическим группам покрытосеменных растений.

При изучении структуры спермиев в процессе двойного оплодотворения С. Г. Навашин обнаружил, что их ядра находятся в состоянии поздней телофазы. Механизм движения спермиев в пыльцевой трубке и зародышевом мешке он рассматривал как активный процесс самостоятельного передвижения.

По мнению С. Г. Навашина, в результате двойного оплодотворения возникают два различно формирующихся близнеца: заро-

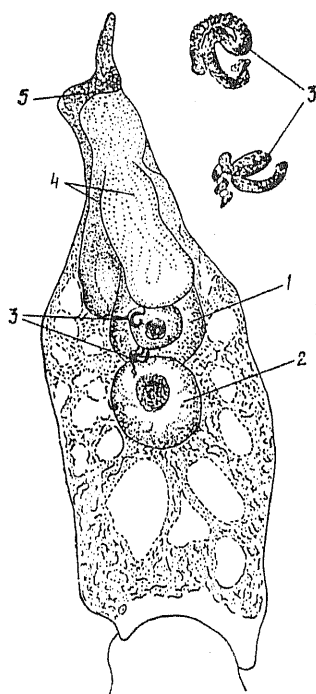


Рис. 109. Двойное оплодотворение у подсолнечника:

1 — яйцеклетка, 2 — ядро, центральной клетки, 3 — спермин, 4 — синергиды, 5 — пыльцевая трубка. По Навашину.

Типы оплодотворения		
Премитотический	Промежуточный	Постмитотический

Рис. 110. Типы оплодотворения у покрытосеменных растений.

дыш, который в дальнейшем развивается в сложный организм (растение), и эндосперм, развитие которого задерживается на стадии многоклеточного образования. Оба акта, составляющих двойное оплодотворение, С. Г. Навашин считал весьма существенными, а весь процесс в целом рассматривал как своеобразный тип *полиэмбрионии* (присутствие в семени двух и более зародышей).

В последние годы большое внимание уделяется изучению роли синергид в процессе оплодотворения. Выяснено, что синергиды играют важную роль в проникновении пыльцевых трубок в зародышевый мешок и к яйцевому аппарату, так как они обладают хемотропическими свойствами. Синергиды вырабатывают ферменты (цитазу и пектазу), вызывающие разбухание и растворение оболочки пыльцевой трубки. Установлено также, что пыль-

цевая трубка входит в зародышевый мешок через нитчатый аппарат синергиды, который является центром хемотропической ориентации пыльцевой трубки и способствует ее вскрытию.

Пыльцевая трубка, войдя в синергиду, под влиянием разности осмотического давления цитоплазмы обеих клеток лопается, и ее содержимое изливается в щель между яйцеклеткой и центральной клеткой. Затем один из спермиев проникает в яйцеклетку, а другой — в центральную клетку. Внедрившись в женские половые клетки, спермии вступают в тесный контакт с их ядрами.

В месте соприкосновения ядер оболочка растворяется и содержимое их сливается.

Детально изучая поведение спермиев в зародышевом мешке, Е. Н. Герасимова-Навашина предложила различать два основных типа двойного оплодотворения: *премитотический*, когда объединение половых ядер происходит перед первым митозом зиготы, и *постмитотический*, когда объединение половых ядер наступает в начале первого митоза зиготы. Ею установлена также промежуточная форма двойного оплодотворения, характеризующаяся образованием собственной оболочки вокруг ядра спермия при медленном его погружении в ядро яйцеклетки. При этом объединение половых ядер происходит во время первого митоза зиготы (рис. 110).

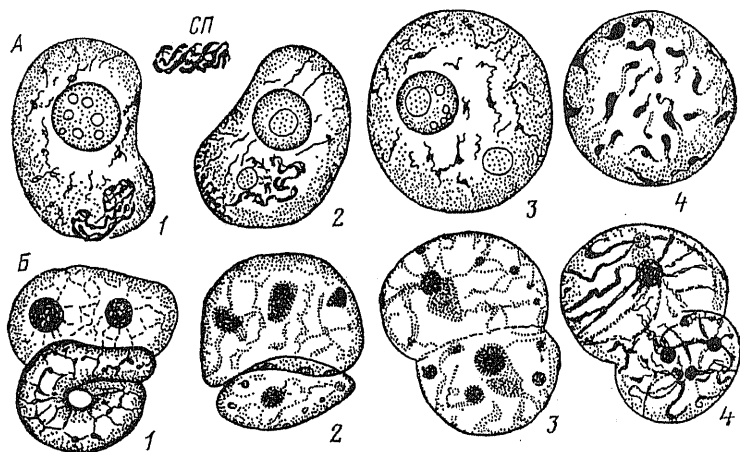


Рис. 111. Различные типы слияния половых ядер у злаковых (пшеница) и лилейных (рябчик горный):

А — премитотический тип: 1 — спермий в ядре яйцеклетки, телофаза, 2, 3 — последовательные стадии слияния спермия с ядром яйцеклетки и выделение ядрышка, 4 — профазы первого деления зиготы; Б — постмитотический тип: 1—3 — спермии в контакте с ядром яйцеклетки (слияния не происходит), 4 — слияние половых ядер во время первого деления зиготы; СП — спермий. По Герасимовой-Навашиной и Батыгиной.

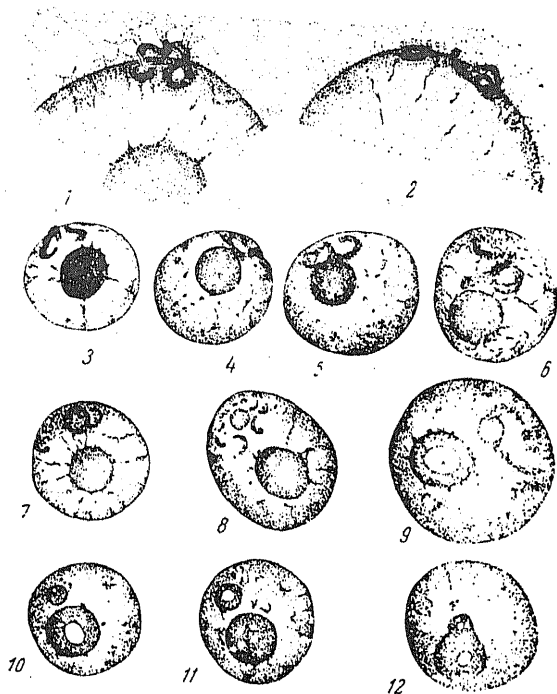


Рис. 112. Премитотический тип слияния яйцеклетки со спермием у скерды зеленой (*Crepis capillaris*):

1, 2 — спермий в протопласте яйцеклетки; 3, 4 — проникновение спермия в ядро; 5—8 — последовательные стадии объединения содержимого мужского и женского ядер; 9—11 — выделение ядрышка спермия; 12 — слияние ядрышка спермия с ядрышком яйцеклетки (Герасимова-Навашина, 1933).

Постмитотический тип двойного оплодотворения детально исследован Е. Н. Герасимовой-Навашиной у рябчика горного (*Fritillaria tenella*) (рис. 111, Б). Она же изучала промежуточный тип двойного оплодотворения у гальтонии. Премитотический процесс оплодотворения у пшеницы показан на рисунках 111, А и 113.

У *Crepis capillaris* ядра спермиев при слиянии с женскими половыми ядрами находятся в периоде G_1 прерванного митотического цикла (стадия телофазы), который они заканчивают в зиготе (рис. 112, 118). У астровых и злаковых в момент оплодотворения спермии находятся в стадии поздней телофазы митоза. На рисунке 114 показан конец двойного оплодотворения у кукурузы в момент слияния мужских ядрышек с женскими в ядрах зиготы и первичного ядра эндосперма; при этом второй сперматозоид находится в полярных ядрах; в яйцеклетке процесс слияния уже закончен, присутствует ядрышко спермия; слева виден контур второй пыльцевой трубки со спермиями.

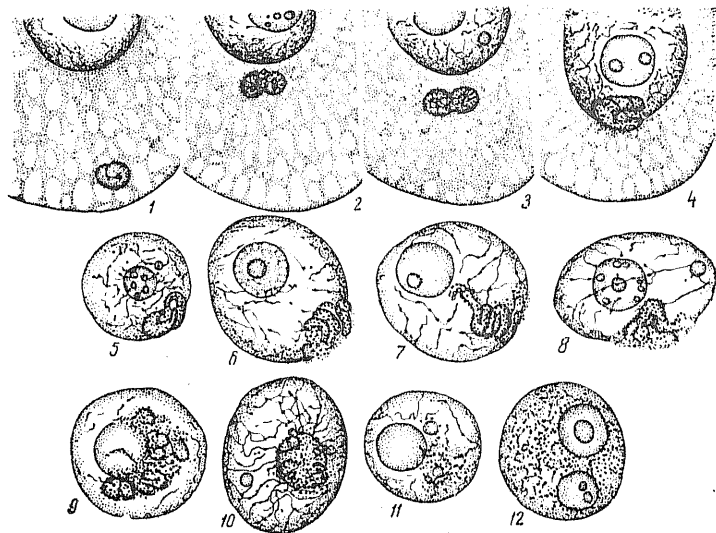


Рис. 113. Оплодотворение у пшеницы — последовательные фазы изменения формы и структуры спермия от момента вхождения в зародышевый мешок до полного растворения в ядре яйцеклетки:

1 — спермий в цитоплазме яйцеклетки, 2, 3 — спермий близ ядра яйцеклетки, 4 — спермий на ядре яйцеклетки, 5 — спермий проник в ядро яйцеклетки, 6—10 — постепенное растворение спермия и начало появления его ядрышка; 11 — полное растворение спермия (слияние), 12 — выделение ядрышка спермия. По Герасимовой-Навашиной и Батыгиной.

У покрытосеменных растений, как правило, отмечается *моноспермия*, т. е. ядро яйцеклетки сливается с одним спермием, а ядро центральной клетки зародышевого мешка — с другим. В ряде

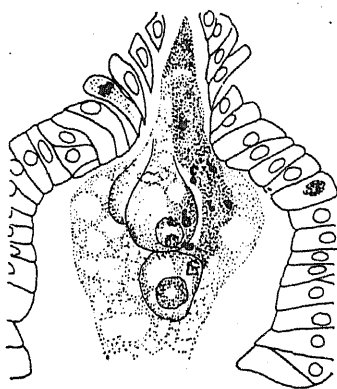


Рис. 114. Конец двойного оплодотворения у кукурузы (Устинова, 1962).

случаев при проникновении нескольких пыльцевых трубок в зародышевый мешок может произойти *диспермия* (ядро яйцеклетки сливается с двумя спермиями). Так, на рисунке 115 видно слияние ядра центральной клетки *Scepis tectorum* со спермиями; в цитоплазме яйцеклетки и между яйцеклеткой и центральной клеткой находятся еще 9 пар спермиев. На рисунке 116 изображено вращение двух добавочных пыльцевых трубок у подсолнечника: одна — в зародышевом мешке, другая — в микропиле; на рисунке 117 — в цитоплазме яйцеклеток два спермия, а в зародышевый мешок проникло в разное время 5 пыльце-

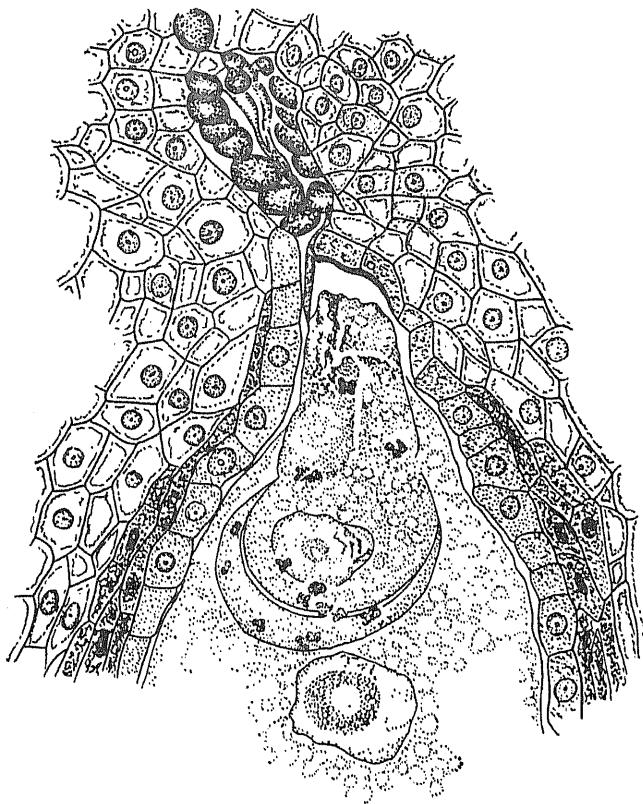


Рис. 115. Добавочные спермии в зародышевом мешке у скерды кровельной (*Crepis tectorum*), (Герасимова-Навашина, 1952).

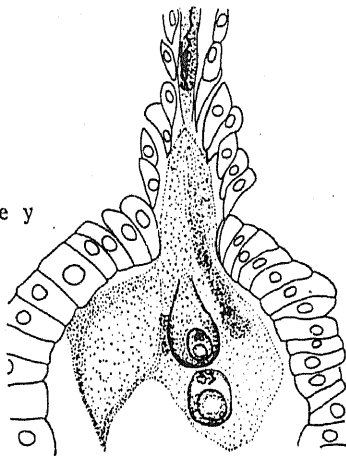


Рис. 116. Двойное оплодотворение у подсолнечника (Устинова, 1962).

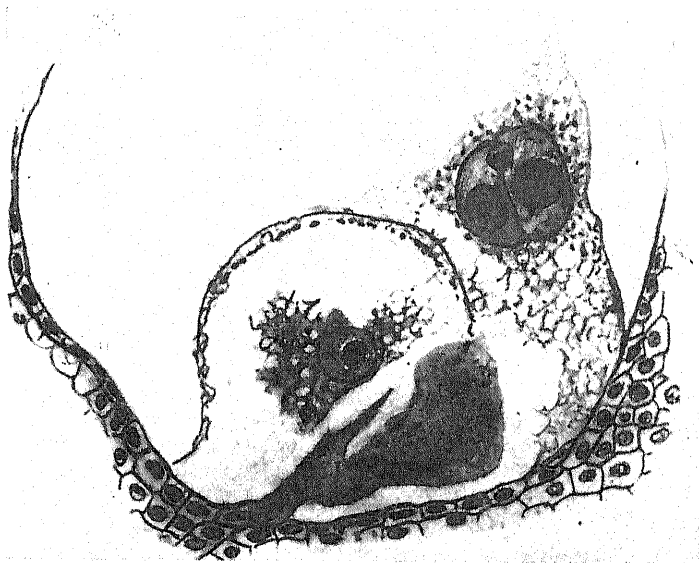


Рис. 117. Слияние половых ядер во время двойного оплодотворения у подсолнечника (Устинова, 1962).



Рис. 118. Электронная микрофотография оплодотворения у скерды зеленой: видно слияние ядрышек женских ядер с ядрышками спермиев (Герасимова-Навашина и др., 1973).

вых трубок. При обильном опылении в зародышевый мешок пшеницы они продолжают проникать в течение 5 сут после опыления.

Двойное оплодотворение представляет собой исторически сложившееся, качественно новое явление, свойственное только покрытосеменным растениям. Биологическое значение двойного оплодотворения заключается в том, что эндосперм, обогащенный двойной наследственностью, повышает жизнеспособность и приспособленность покрытосеменных, обеспечивает их преимущество перед другими растениями в современную геологическую эпоху.

**Вопросы
для**

самопроверки

1. В чем преимущества перекрестного опыления?
2. Каково биологическое значение диогамии и гетеростилии?
3. Как осуществляется развитие пыльцевых трубок в пестике материнского цветка?
4. В чем заключается процесс двойного оплодотворения?
5. Каковы особенности развития различных типов двойного оплодотворения у покрытосеменных растений?

Апомиксис

Наряду с половым размножением — амфимиксисом, когда развитие зародыша происходит после оплодотворения в результате слияния мужской и женской гамет, у покрытосеменных растений известен и другой способ размножения, называемый *апомиксисом* (аро — без, mixis — смешение, объединение). Термин этот был введен в литературу Винклером (1908), который дал и первое описание разных типов этого процесса.

Явление апомиксиса у покрытосеменных отличается большим разнообразием и сложностью, поэтому неудивительно, что до самого последнего времени среди исследователей нет единого мнения по вопросам классификации и терминологии его форм.

Изучением апомиксиса занимались многие отечественные и зарубежные ученые. Значительный вклад в решение проблемы апомиксиса внесли Винклер, Розенберг, Аке Густафсон, Фагерлинд, Стеббинс, Эрнст, К. И. Мейер, В. А. Поддубная-Арнольди, С. С. Хохлов, Я. С. Модилевский, Д. Ф. Петров, М. П. Солнцева и др.

У покрытосеменных растений апомиксис — довольно распространенное явление. Известны отдельные виды из разных семейств, у которых апомиксис является основной формой размножения; у других видов он встречается наряду с половым размножением и проявляется спорадически.

Под апомиксисом следует понимать размножение, не связанное со слиянием мужской и женской гамет, но происходящее с помощью семян. Апомиксис может быть *постоянным* — *наследственным* или *случайным* — *ненаследственным*, а также *индуцированным*, или *стимулятивным*, т. е. связанным с опылением и воздействием пыльцевой трубки, и *автономным*, не зависящим от опыления.

Различают *частичный* апомиксис, когда в пределах одного и того же вида или биотипа наряду с апомиксисом встречается и половое размножение (*Hieracium*, *Chondrilla* и др.), и *полный*, когда все биотипы размножаются только посредством апомиксиса (некоторые виды *Tagetes*).

Установлены следующие типы апомиксиса: партеногенез, апогаметия, апоспория, нуцеллярная и интегументальная эмбриония. Приводим краткое описание типов апомиксиса по классификации, предложенной В. А. Поддубной-Арнольди (1964, 1976). Согласно этой классификации типы апомиксиса располагаются в следующем порядке: редуцированный и нередуцированный партеногенез, редуцированная и нередуцированная апогаметия, апоспория, нуцеллярная эмбриония и интегументальная эмбриония.

Редуцированный и нередуцированный партеногенез. Партеногенез — развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки с редуцированным (гаплоидным) или нередуцированным (диплоидным) числом хромосом.

Редуцированный партеногенез отличается полной стерильностью образующихся растений и не передается из поколения в поколение, т. е. является нерегулярным и ненаследственным. Редуцированный партеногенез тесно связан с псевдогамией, поскольку партеногенетическое развитие зародыша из яйцеклетки всегда происходит после опыления своей или чужой пылью без слияния гамет. Растения, имеющие свойственное гаметам уменьшенное вдвое число хромосом, получены многими исследователями. В частности, гаплоидные растения были выращены из пыльцевых зерен при культуре на искусственной питательной среде у 20 видов покрытосеменных растений. Редуцированный партеногенез, вызываемый действием низкой температуры на растение, впервые был описан у дурмана (*Datura stramonium*). За последнее время в роде *Datura* разными способами было получено более 200 гаплоидных растений, главным образом при межродовых и межвидовых скрещиваниях, а также при действии во время процесса оплодотворения низкой или высокой температуры, X-лучей, опылении пылью, облученной рентгеновскими лучами.

У многих покрытосеменных растений наблюдается женский партеногенез, или *гиногенез*. В этом случае пыльца прорастает на рыльцах и пыльцевые трубки проникают в зародышевый мешок, но спермий, войдя в яйцеклетку, дегенерирует до слияния с ней. Поскольку зародыш развивается при делении неоплодотворенной яйцеклетки, возникшее из него растение всегда бывает похожим на материнский организм. Пыльцевая трубка в данном случае стимулирует яйцеклетку к партеногенетическому развитию. В литературе описан также мужской партеногенез, или *андрогенез*, обнаруженный пока что у незначительного числа видов покрытосеменных растений (некоторые виды табака, ячмень и др.).

При андрогенезе пыльца прорастает на рыльце, пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок, но спермий, попадая в яйцеклетку, вызывает дегенерацию ее ядра; ядро же спермия начинает делиться вместе с цитоплазмой яйцеклетки; развивается в гаплоидный зародыш с отцовским набором хромосом. Растение, сформировавшееся из такого зародыша, всегда будет похоже на отцовский организм. Впервые андрогенез был описан Д. Костовым (1929) при межвидовых скрещиваниях табака. Однако многие ученые считают случаи андрогенеза недостаточно убедительными.

Мейоз при образовании пыльцы и зародышевого мешка у гаплоидов протекает с большими нарушениями, что способствует стерильности гамет. У таких растений хромосомы в метафазе первого деления мейоза при микроспорогенезе остаются унивалентами, располагаются неправильно и неравномерно расходятся в анафазе первого деления, вследствие чего образуются ядра с разными числами хромосом. Часто возникают тетрады с микронуклеусами, пентады, гексады, октады. Отмечены случаи возникновения реституционных ядер в результате выпадения редукционного деления и образования диад с диплоидным числом хромосом.

Развитие зародышевого мешка у гаплоидов происходит ненормально, как правило, с нарушением поляризации и дифференциации его элементов. Только в весьма редких случаях образуются нормальные зародышевые мешки, сходные по структуре с соответствующими диплоидами.

Гаплоидные растения отличаются меньшими размерами по сравнению с диплоидными (карликовые формы). В ряде случаев у гаплоидов удается получить семена при опылении пыльцой диплоидных видов. Этот тип апомиксиса встречается в 16 семействах (Пасленовые, Мальвовые, Розанные, Астровые, Лилейные, Орхидные, Мятликовые и др.).

У гаплоидов некоторых родов (*Datura*, *Nicotiana*, *Solanum* и др.) описаны удвоение числа хромосом в соматических клетках и образование побегов с диплоидными клетками, что приводит к восстановлению фертильности. Существует предположение, что удвоение числа хромосом у гаплоидов происходит при первом делении партеногенетически развивающейся гаплоидной яйцеклетки вследствие эндомитоза.

Нередуцированный партеногенез у покрытосеменных растений обычно бывает постоянным (регулярным) и отличается полной плодовитостью образовавшихся в результате него особей. Растения, возникающие при этом способе размножения, имеют одностороннюю (только материнскую) наследственность и передают из поколения в поколение свой партеногенетический способ размножения. Подобные особи, несмотря на гетерозиготность, остаются относительно константными и сохраняют гибридную мощь в последующих поколениях.

Если редуцированный партеногенез всегда связан с псевдогамией, то при нередуцированном она встречается реже. Пыльца при этом типе апомиксиса в большей или меньшей степени стерильна и не всегда способна прорасти на рыльце пестика и образовывать пыльцевые трубки. Нередуцированный партеногенез, связанный с псевдогамией, описан лишь у некоторых видов родов *Potentilla*, *Poa*, *Ranunculus* и др. У этих растений развитие семени после опыления рылец пылью того или другого вида происходит партеногенетически. Пыльцевые зерна у них имеют малую степень стерильности и вполне способны развивать пыльцевые трубки, которые проникают в зародышевые мешки и стимулируют нередуцированную яйцеклетку к партеногенетическому развитию.

Исследование апомиктичных биотипов *Potentilla* показало, что их яйцеклетки начинают делиться независимо от опыления и часто образуют зародыши из 100—200 клеток, но затем вследствие слабого развития эндосперма дегенерируют. Нормальные семена у таких растений образуются лишь в тех случаях, когда происходят оплодотворение ядра центральной клетки зародышевого мешка и образование эндосперма. Наряду с нередуцированным партеногенезом у апомиктичных видов *Potentilla* встречаются апоспория, нуцеллярная и интегументальная эмбриония (см. с. 195).

Нередуцированный партеногенез, не связанный с псевдогамией, впервые был описан у *Antennaria alpina*, а позднее — у многих представителей 19 семейств (Розанные, Крапивные, Мотыльковые, Лилейные, Мятликовые и др.). Развитие зародышевого мешка при нередуцированном партеногенезе всегда связано с выпадением редукционного деления (мейоза) и заменой его реституционным, псевдогомеотическим или соматическим делением. Зародыш формируется из яйцеклетки с нередуцированным (диплоидным) числом хромосом.

Стерильность пыльцевых зерен при этом типе апомиксиса у некоторых видов достигает максимума, в результате чего возникают однополые функционально женские цветки. Особенно часто это наблюдается у апомиктичных видов *Taigaхасит*.

Стериальность зародышевых мешков при нередуцированном партеногенезе, как правило, значительно ниже, чем стерильность пыльцы. Зародышевые мешки у партеногенетических видов иногда по структуре отличаются от зародышевых мешков, формирующихся обычным путем; они могут содержать разное число ядер с нарушенной поляризацией и дифференциацией. В этом случае зародышевые мешки бывают стерильны и быстро дегенерируют.

У ряда видов с нередуцированным партеногенезом еще до созревания зародышевого мешка микропиле зарастает; при этом наблюдается более раннее, чем при половом размножении, образование зародыша и эндосперма. Так, еще до цветения в за-

родышевых мешках этих растений можно обнаружить развившиеся из нередуцированных яйцеклеток зародыши.

При нередуцированном партеногенезе наблюдается полиплоидия. В роде *Тагахасит* обнаружено более 30 апомиктических видов. Среди них те, у которых 16 хромосом, являются диплоидными и размножаются половым путем, а все виды с большим числом хромосом (24, 32, 40, 48) — полиплоидны и размножаются партеногенетически.

Апогаметия. Возникновение зародыша из других элементов зародышевого мешка — синергид или антипод с редуцированным (гаплоидным) или нередуцированным (диплоидным) числом хромосом называется *апогаметией*.

Редуцированную апогаметию, при которой зародыши развивались из синергид и антипод, впервые описал Я. С. Модилевский (1925, 1931) у *Allium odorum*. Позднее она обнаружена у некоторых рас *Linum usitatissimum* и *Oryza sativa*, у различных видов лилий, огурца и др. У лилий гаплоидные зародыши, возникшие из синергид, отличались от обычных меньшими размерами, часто дегенерировали и только в редких случаях развивались в гаплоидные растения. Редуцированная апогаметия описана также у кукурузы и льна, у которых одновременно с зародышем, образовавшимся после нормального полового процесса из зиготы, формируются зародыши из синергид.

Возникновение зародышей из синергид дает право утверждать, что эти клетки являются потенциальными гаметами и при соответствующих условиях способны дать начало новому растению. Значительно реже происходит развитие зародышей из антипод. Такой тип размножения описан лишь у *Allium odorum* и *Ulmus glabra*.

Нередуцированная апогаметия у покрытосеменных встречается чрезвычайно редко. Она часто бывает связана с нередуцированным партеногенезом, нуцеллярной эмбрионией и апоспорией. Так, у *Alchemilla sericata* наряду с формированием зародыша из нередуцированных яйцеклеток отмечено их развитие из синергид.

При апогаметии часто в одном и том же зародышевом мешке наблюдается одновременное развитие нескольких зародышей, т. е. полиэмбриония (многозародышевость).

Апоспория. Менее распространенный тип апомиксиса — это апоспория, когда развитие зародышевого мешка происходит не из макроспоры, а из клеток нуцеллуса или интегумента семяпочки. Апоспория описана уже в 8 семействах, причем наиболее часто этот тип размножения наблюдается в семействе *Asteraceae*.

При апоспории зародышевый мешок развивается без редукции числа хромосом из клеток семяпочки, нуцеллуса, халазы и интегументов. Если апоспорический зародышевый мешок образуется из вегетативных клеток семяпочки, то такое явление

называют *соматической апоспорией*, или *эвапоспорией*; если же зародышевый мешок развивается из клеток, сходных по своему строению с археспориальными, то говорят о *генеративной апоспории*, или *псевдоапоспории*.

У растений, имеющих в семязпочках одноклеточный археспорий, развитие зародыша идет по типу соматической апоспории (*Hieracium*, *Ochna*, *Helianthus* и др.). У родов с многоклеточным археспорием (*Alchemilla*, *Artemisia* и др.), по мнению ряда ученых, вполне возможна генеративная апоспория. У большинства покрытосеменных растений описана соматическая апоспория, при которой зародышевый мешок возникает из вегетативных клеток нуцеллуса или интегументов семязпочки. Как правило, при апоспории зародышевый мешок образуется в халазальной части семязпочки как дополнительный к основному зародышевому мешку, развившемуся обычным путем.

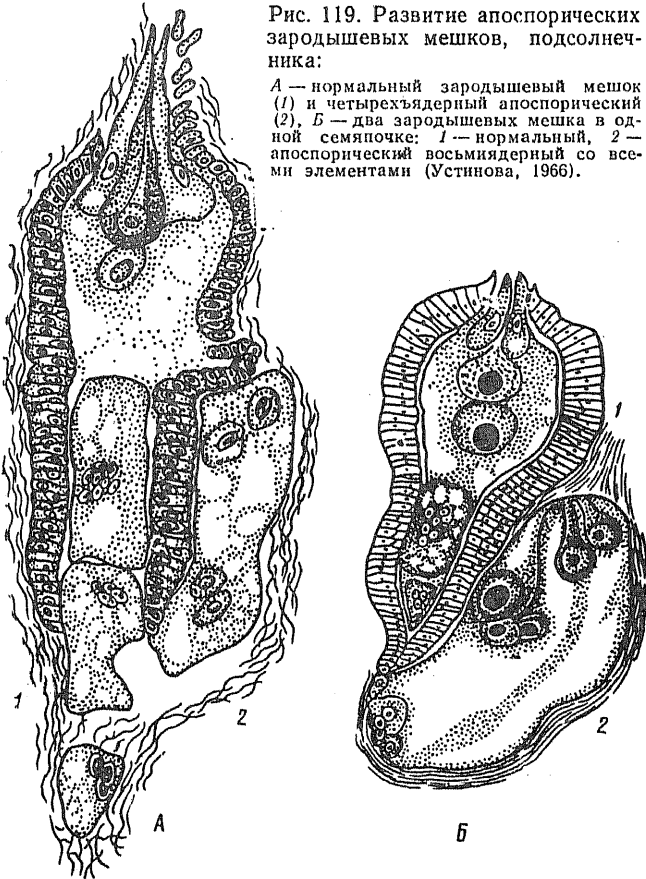
Число апоспорических зародышевых мешков в одной и той же семязпочке у подсолнечника варьирует от 1 до 10, а у *Sorghum bicolor* может достигать 18. Однако многие из них имеют аномальное строение (образование гантелевидных ядер, отсутствие их поляризации и др.). Как правило, в апоспорических зародышевых мешках зародыши не развиваются.

Вследствие раннего лизиса нуцеллуса апоспорический зародышевый мешок у подсолнечника развивается из клетки интегумента после формирования обычного зародышевого мешка по Polygonum-типу перед опылением или во время него. Причем чаще апоспорические зародышевые мешки у подсолнечника возникают при неблагоприятной погоде (низкая температура, большое количество осадков, избыточная влажность воздуха и почвы и др.), а также при задержке опыления и перезревании семязпочек.

При развитии гаустория из нижней антиподы апоспорические зародышевые мешки у подсолнечника развиваются более интенсивно и сохраняются довольно продолжительное время (5—6 сут после опыления), когда в обычном зародышевом мешке уже имеется крупный зародыш и клеточный эндосперм. В большинстве случаев при апоспории ядра недифференцированы, чаще всего они представляют собой полости в халазальной части семязпочки; только в некоторых зародышевых мешках формируются элементы, по своей морфологической структуре напоминающие яйцеклетку, синергиды, полярные ядра и антиподы. Были обнаружены семязпочки с зародышевыми мешками, находящимися на разных фазах развития: двухъядерные, четырехъядерные и восьмijядерные. При этом вся халазальная часть нормального зародышевого мешка была сильно сжата разросшимся апоспорическим зародышевым мешком (рис. 119), который развивался по типу нормального, отличаясь от него лишь расположением отдельных элементов. Поскольку апоспорический зародышевый мешок имеет неслившиеся полярные ядра и синергиды в нем не яв-

Рис. 119. Развитие апоспорических зародышевых мешков, подсолнечника:

А — нормальный зародышевый мешок (1) и четырехъядерный апоспорический (2), Б — два зародышевых мешка в одной семязпочке: 1 — нормальный, 2 — апоспорический восьмиядерный со всеми элементами (Устинова, 1966).



ляются спутниками яйцеклетки, а лежат отдельно, в стороне от нее, антиподы в таком зародышевом мешке слабо развиты.

Зародышевый мешок при апоспории имеет большую полость, заполненную мелкозернистой цитоплазмой, и крупную вакуоль, поэтому условия питания у него лучше, чем у обычного, развившегося из макроспоры.

При изучении апоспорических зародышевых мешков у подсолнечника в одном из них был обнаружен зародыш, который состоял из 18 плотно сочлененных клеток. В той же семязпочке в обычном зародышевом мешке наблюдалось развитие проэмбрио и нуклеарного эндосперма. В халазальной части этого зародышевого мешка еще сохранились три антиподы, нижняя из которых дала гаусторий, выходящий за пределы тапетума (рис. 120). Кроме того, в семязпочке имеются семь апоспорических зародышевых мешков, содержащих разное число ядер.

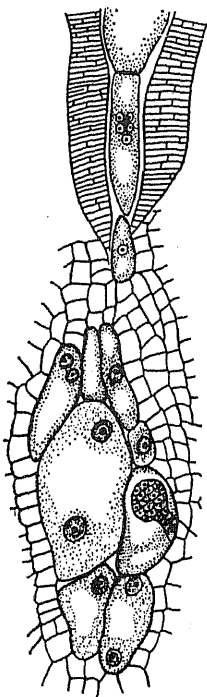


Рис. 120. Развитие зародыша в одном из апоспорических зародышевых мешков подсолнечника (Устинова, 1970).

В литературе описаны случаи развития в апоспорических зародышевых мешках многоклеточных зародышей (у *Hieracium pratense* ssp. *supratense* и др.).

У некоторых видов покрытосеменных при апоспории наблюдаются и другие типы апомиксиса: нередуцированный партеногенез, апогаметия, нуцеллярная и интегументальная эмбриония (например, у ряда видов из семейств: *Rosaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae* и других).

Эмбриония. При нуцеллярной эмбрионии зародыши развиваются вне зародышевого мешка из клеток нуцеллуса, расположенных вблизи зародышевого мешка. В этом случае клетки нуцеллуса усиленно разрастаются, многократно делятся и образуют зародыши, которые постепенно проникают в зародышевый мешок. Нуцеллярные зародыши часто не имеют подвеска. Кроме того, из-за тесного расположения и давления друг на друга они отличаются иногда нару-

шением симметрии и нормальной дифференциации. Нуцеллярная эмбриония обычно связана с полиэмбрионией, так как при этом типе апомиксиса в одном и том же семени формируется несколько зародышей (рис. 121).

Нуцеллярная эмбриония бывает как постоянной, наследственной (многие виды рода *Citrus*), так и случайной, ненаследственной (например, у *Nicotiana*). Она описана у многих видов растений, относящихся к семействам: Рутовые, Пасленовые, Лилейные, Орхидные, Мятликовые и др. У апомиктичных видов нуцеллярная эмбриония наблюдается наряду с партеногенезом, апогаметией и апоспорией (*Allium odorum*, *Alchemilla pastoralis* и др.).

Часто встречается так называемая *индуцированная*, или *стимулятивная*, нуцеллярная эмбриония, связанная с опылением и оплодотворением. Наиболее распространена она в семействе Рутовые (мандарин, лимон, апельсин, цитрон). У этих видов в одной семязпочке из клеток нуцеллуса, граничащих с полостью зародышевого мешка, образуется до 30 зародышей, которые развиваются при интенсивном делении клеток нуцеллуса и вырастают в полость зародышевого мешка.

В процессе превращения семязпочки в семя часть возникших нуцеллярных зародышей вследствие недостатка питания поги-

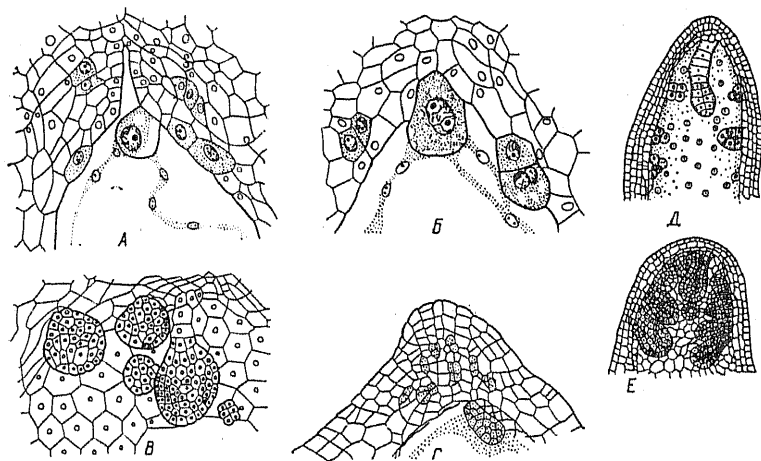


Рис. 121. Нуцеллярная эмбриония:

А—В — разные фазы развития зародышей из клеток нуцеллуса *Poncirus trifoliata* (Osawa, 1912); Г — образование зародышей из клеток нуцеллуса *Triphasia* (Mauritzon, 1935); Д, Е — стадии развития зародыша из клеток нуцеллуса *Capparis frondosa* (Mauritzon, 1936).

бают, развитие других приостанавливается на стадии многоклеточного проэмбрио и только некоторые из них проходят весь путь формирования до зрелого семени.

По наблюдениям селекционеров, развитие нуцеллярных зародышей (лимона, апельсина, мандарина) иногда опережает развитие зародыша из зиготы. Анализ семян из нуцеллярных зародышей показал, что не во всех случаях они представляют собой совершенно однородные растения материнского типа. Так, при стимулятивной нуцеллярной эмбрионии, когда развитие нуцеллярных зародышей иногда идет под непосредственным воздействием пылевых трубок, в изобилии проникающих в пестик материнского цветка, семена отличаются от материнского растения по многим признакам благодаря влиянию сортов-опылителей на онтогенез нуцеллярных зародышей.

Нуцеллярная эмбриония способствует увеличению коэффициента размножения при получении новых сортов и в отдельных случаях может быть использована в клоновой селекции. В частности, этот метод применяют при культуре нуцеллярных зародышей у рутовых.

Кроме того, в литературе описана *неиндуцированная*, или *автономная*, нуцеллярная эмбриония, не связанная с опылением и оплодотворением. Встречается она довольно редко и известна лишь у отдельных представителей рутовых, розанных, лилейных.

Интегументальная эмбриония может быть постоянной и случайной, *индуцированной (стимулятивной)* и *ав-*

тономной. Зародыши при интегументальной эмбрионии развиваются вне зародышевого мешка только из клеток внутреннего интегумента семязпочки и постепенно вырастают в зародышевый мешок, где и продолжают свое формирование. Интегументальная индуцированная эмбриония встречается у миртовых, онагровых, гвоздичных, пасленовых и др. Я. С. Модилевский (1931) описал автономную интегументальную эмбрионию у *Allium odorum*.

Интегументальные зародыши могут располагаться как вблизи яйцевого аппарата (*Citrus*), так и в различных частях зародышевого мешка (*Allium odorum*).

* * *

Описание различных типов апомиксиса показывает, что это явление весьма сложное и многообразное, нуждающееся в дальнейшем изучении. На основании многих работ выяснено, что апомиксис способствует усилению полиморфизма и расширению географического ареала тех видов, у которых он наблюдается. Этот способ размножения улучшает приспособляемость растений.

По мнению большинства исследователей, апомиксис возник из амфимиксиса и является вторичным процессом, филогенетически более молодым. Считают также, что апомиксис обусловлен действием особых рецессивных генов, переходу которых в гомозиготное состояние способствуют гибридизация, полиплоидия, стерильность, а также внешние условия.

Среди исследователей наиболее распространена генетическая теория апомиксиса, разработанная Пауерсом (1945) на основе его опытов с гваяолой. Согласно этой теории возникновение устойчивого регулярного апомиксиса является результатом сочетания ряда рецессивных генов, контролирующих отдельные элементы процесса.

Благодаря константности апомиктичных видов удалось выявить полиморфизм отдельных его форм. Апомиктично размножающиеся виды часто обладают большой семенной продуктивностью, так как неблагоприятная погода во время цветения и недостаток насекомых не снижают интенсивности размножения апомиктов. Следовательно, при определенных условиях апомиксис имеет преимущества перед амфимиксисом.

Практическое значение апомиксиса в генетике и селекции покрытосеменных растений заключается в следующем: виды, размножающиеся апомиктично, дают однородное (нерасщепляющееся) потомство преимущественно материнского типа, в результате чего происходит закрепление признаков в онтогенезе.

Кроме того, апомиксис часто способствует образованию новых форм, которые могут служить источником при отборе, а также закреплению гетерозиса и проявлению материнской

наследственности. Наряду с положительными существуют и отрицательные стороны апомиксиса, а именно — меньшая изменчивость форм, сужающая рамки генетико-селекционной работы.

Полиэмбриония

У покрытосеменных растений в семени, как правило, развивается один зародыш, но есть и исключения. Явление, при котором в одном и том же семени формируется несколько зародышей, получило название *полиэмбриония*, или *многозародышевость*. Оно наблюдается у покрытосеменных растений как при половом (амфимиксис), так и при бесполом (апомиксис) размножении и может быть обусловлено разными причинами. Изучением полиэмбрионии занимались многие исследователи (Вебер, 1940; Густафсон, 1946; Магешвари, 1954; Яковлев, 1958; Поддубная-Арнольдц, 1964, 1976, и др.).

Виды полиэмбрионии. В зависимости от того, где возникают зародыши: в одном зародышевом мешке или в разных — различают два типа полиэмбрионии: *ложную* и *истинную*. При ложной полиэмбрионии в одной семяпочке закладывается несколько нуцеллусов, развивается несколько зародышевых мешков и в каждом из них формируется зародыш; при истинной происходит развитие нескольких зародышей в одном и том же зародышевом мешке.

У покрытосеменных растений наиболее распространена истинная полиэмбриония. Она описана в следующих семействах: Кувшинковые, Вербеновые, Рутовые, Колокольчиковые, Амариллисовые, Губоцветные, Ирисовые, Орхидные, Лилейные, Пасленовые. Ложная полиэмбриония описана лишь в трех семействах (Розанные, Астровые, Мятликовые).

Ложная полиэмбриония. Развитие семяпочек с двумя нуцеллусами, в каждом из которых формируется зародышевый мешок, отмечено у некоторых представителей семейства Розанные. В результате оплодотворения в таких семяпочках образуются семена с двумя зародышами.

Ложная полиэмбриония возникает также в результате формирования в одной семяпочке нескольких зародышевых мешков, которые могут образовываться как в результате развития многоклеточного археспория, так и при одновременном превращении нескольких макроспор в зародышевые мешки. Образование двух и четырех зародышевых мешков в одном нуцеллусе из многоклеточного археспория описано у яблони. Впоследствии в таких семяпочках формируются семена с несколькими зародышами.

Развитие зародышей в двух зародышевых мешках разного происхождения (нормального и апоспорического) наблюдал Эдман (1931) у *Atraphaxis frutescens*. Формирование двух за-

родышевых мешков из одной макроспоры отмечено у подсолнечника и кукурузы.

Истинная полиэмбриония, т. е. развитие нескольких зародышей в одном и том же зародышевом мешке, может осуществляться различными путями. В связи с этим М. С. Яковлев (1957) разработал классификацию основных ее групп и типов. В группу, названную им *гаметофитно-гаметной* полиэмбрионией, относят случаи формирования зародышей в процессе амфимиксиса или апомиксиса из потенциальных гамет (синергид и антипод). Это явление описано у различных видов семейств Орхидные, Мятликовые, Мотыльковые, Астровые, Лилейные.

Развитие зародышей из синергид довольно распространено среди лилейных и орхидных. Одновременное развитие зародышей из синергид и антипод описано у лука пахучего, вяза и *Elatostena siniatum*. В последнем случае зародыши формировались из всех трех антипод.

Образование нескольких яйцеклеток в одном зародышевом мешке также может способствовать развитию дополнительных зародышей. Формирование трех-пяти яйцеклеток было отмечено Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1938) у *Crepis*, Е. Н. Устиновой (1960, 1962) у кукурузы и подсолнечника.

Гаметофитно-спорофитная группа истинной полиэмбрионии подразделяется на: зиготную, проэмбриональную, эмбриональную, нуцеллярную и интегументальную полиэмбрионию. В этом случае дополнительные зародыши возникают в процессе регенерации зиготы и развивающегося зародыша.

По данным Свами (1943), у различных видов орхидей широко распространены зиготная и проэмбриональная полиэмбрионии, возникающие благодаря расщеплению зиготы на несколько зародышей в результате почкования и ветвления исходного зародыша и подвеска (рис. 122). Обнаружены семена с двумя, четырьмя и даже шестью зародышами у некоторых видов орхидей — *Habenaria platyphylla*, *Eulophea epidendraea* и др. У этих же растений описана и эмбриональная полиэмбриония. Например, у *Calanthe veitchii* при образовании проростков развивается от 2 до 12 точек роста.

По данным В. А. Поддубной-Арнольди (1960, 1964), изучавшей полиэмбрионию у орхидей, у представителей одного и того же вида можно наблюдать одновременно несколько типов полиэмбрионии. Образование семян с несколькими зародышами описано у *Calanthe veitchii*, *Cypripedium insigne* и других видов. Наибольшее число дополнительных зародышей в семенах наблюдалось у *Zygopetalum maskayi*. Соотношение семян с одним, двумя, тремя и четырьмя зародышами у этого вида составило соответственно 60; 29,6; 3,6 и 0,8% (рис. 123).

Нуцеллярные зародыши у рутовых формируются одновременно с зародышем из зиготы. У некоторых разновидностей

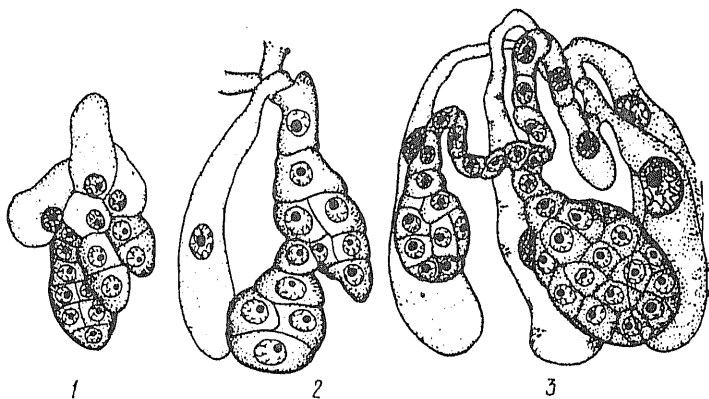


Рис. 122. Полиэмбриония у эулофии (*Eulophea epidendreae*):

1 — расщепление зиготы на три зародыша, 2 — образование двух зародышей путем почкования тела зародыша, 3 — образование двух зародышей в результате ветвления подвеска.

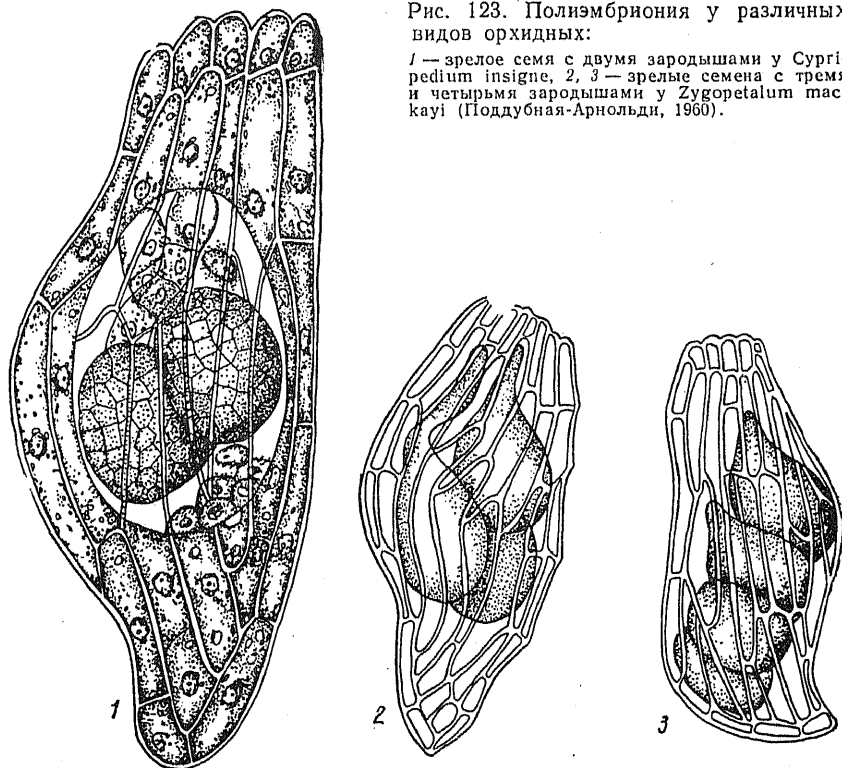


Рис. 123. Полиэмбриония у различных видов орхидных:

1 — зрелое семя с двумя зародышами у *Cypripedium insigne*, 2, 3 — зрелые семена с тремя и четырьмя зародышами у *Zygopetalum mas-kayi* (Поддубная-Арнольди, 1960).

цитрусовых и *Mangifera* почти в каждом семени образуется несколько зародышей (до 30 и более), но большая их часть гибнет из-за недостатка питания. Многозародышевые семена у этих групп растений обычно дают 1—2, реже — 3—8 сеянцев.

Инициальные клетки нуцеллуса у рутовых, развивающиеся в дальнейшем в зародыши, рано обособляются от окружающей ткани и отличаются от нее усиленным ростом и развитием. Впоследствии эти клетки становятся нередуцированными потенциальными гаметами, способными развиваться в зародыши, причем одновременно с формированием нуцеллярных зародышей идет разрушение других клеток нуцеллуса.

Полиэмбриония бывает *случайной* и *постоянной*. Добавочные зародыши нередко имеют разное число хромосом (диплоидное, гаплоидное и полиплоидное).

Причины полиэмбрионии. Точно они пока не установлены: одни исследователи связывают ее возникновение с обильным питанием, другие — с гибридизацией, третьи предполагают наследственную природу этого явления, четвертые объясняют его действием раневых и ростовых гормонов.

Полиэмбриония чаще всего проявляется при межвидовых и межродовых скрещиваниях, когда наряду с зародышем из зиготы развиваются зародыши из других элементов зародышевого мешка и из клеток нуцеллуса.

Полиэмбрионию можно вызвать экспериментальным путем. Например, обработкой различными ростовыми веществами, которые усиливают процесс регенерации в эмбриональных клетках, провоцируют развитие новых зародышей из органов зрелого зародыша. В качестве ростовых стимуляторов используют нафтилукусусную, индолилукусусную, α -нафтилукусусную кислоты, ауксины, гетероауксины, гиббереллины и др. Так, парафенолоксиукусусная кислота стимулирует образование нескольких зародышей в семенах развивающегося колоса пшеницы, при этом образуется от 3 до 5 зародышей, отпочковавшихся от основного зародыша из зиготы.

Полиэмбриония еще недостаточно исследована. Решение проблемы этого явления, выяснение генезиса, изучение качественных отличий растений, развившихся из зародышей разного происхождения, а также постановка опытов по экспериментальному получению полиэмбриональных семян представляет известный теоретический и практический интерес.

**Вопросы
для
самопроверки**

1. Чем отличается апомиксис от амфимиксиса?
2. Каковы преимущества нередуцированного партеногенеза по сравнению с другими типами апомиксиса?
3. Как развиваются зародышевые мешки при апоспории?
4. Чем отличается истинная полиэмбриония от ложной?

ЭМБРИОГЕНЕЗ

Эмбриональное развитие растений начинается после того, как оплодотворенная яйцеклетка (зигота) ($2n$) и слившееся со вторым спермием центральное ядро ($3n$) начинают делиться. При этом из зиготы развивается зародыш, а из ядра центральной клетки формируется эндосперм. Между ними с самых ранних этапов развития устанавливается тесное взаимодействие: малейшие нарушения в формировании эндосперма немедленно отражаются на развитии зародыша (главным образом на его дифференциации). При недоразвитом и аномальном эндосперме семечка обычно не дает полноценного семени.

Развитие эндосперма

У большинства покрытосеменных растений первичное ядро эндосперма, возникшее в результате слияния второго спермия (n) с ядром центральной клетки ($2n$) или с двумя полярными ядрами, триплоидное ($3n$). Но в зависимости от типа развития зародышевого мешка первичное ядро эндосперма может оказаться и высокополиплоидным, если произойдет слияние спермия со многими (4—8) полярными ядрами.

После двойного оплодотворения первым обычно делится первичное ядро эндосперма (рис. 124). У пшеницы его деление начинается через 3—4 ч после опыления. В это время в цитоплазме зародышевого мешка и в первичном ядре эндосперма интенсивно накапливаются нуклеиновые кислоты (РНК и ДНК), белки, полисахариды, ферменты, витамины и другие физиологически активные вещества. С момента образования зиготы и до полного формирования зародыша эндосперм служит основным источником его питания.

На первых этапах развивающийся эндосперм представляет со-

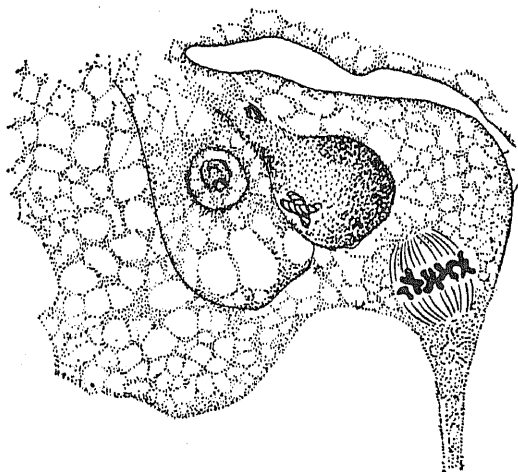


Рис. 124. Первое деление ядра нуклеарного эндосперма (стадия метафазы) и вращание добавочной пыльцевой трубки у кукурузы (Устинова, 1966).

бой физиологически активную ткань и очень чувствителен к изменениям внешних условий (высокой или низкой температуре, засухе и др.). По данным Я. С. Модилевского (1953, 1963), у эндосперма ячменя при 10—11°C резко снижается темп деления (2—3 митоза за 6 дней), а при повышении температуры до 30—35°C число митозов в эндосперме увеличивается до 8 в течение 1 сут.; при дальнейшем повышении температуры деление клеток эндосперма заметно подавляется, а при 40—45°C митоз прекращается совсем.

Более раннее развитие эндосперма по сравнению с зиготой, по-видимому, обусловлено расположением первичного ядра эндосперма в центре зародышевого мешка, т. е. на участке наиболее физиологически активной цитоплазмы, на пути тока питательных веществ, поступающих на халазы семяпочки через антиподы в зародышевый мешок. Ядра и клетки эндосперма усиленно делятся путем митоза, быстро растут, в результате чего зародышевый мешок сильно увеличивается в размерах. Иногда клетки эндосперма делятся эндомитотически, что приводит к полиплоидности его.

Особенно подробно формирование эндосперма изучено у культурных злаков: пшеницы, кукурузы, ржи, ячменя и др. По положению в зародышевом мешке эндосперм является промежуточным звеном между зиготой, зародышем, семяпочкой и завязью. Он представляет собой источник питания зародыша, начиная с самых ранних этапов его развития до полного формирования семени. Эндосперм обеспечивает биологическую пластичность зародышей. Возникновение гибридного эндосперма у покрытосеменных растений, обогащенного двойственной наследственностью, значительно повысило их приспособленность к внешним условиям и обеспечило высокую жизнеспособность.

Онтогенез эндосперма можно условно разбить на три этапа. Первый характеризуется интенсивным ростом и увеличением массы эндосперма. Во время второго идет накопление запасных веществ, преобладающее над процессами роста; эндосперм превращается в запасную ткань семени, что в конечном итоге приводит к затуханию его жизнедеятельности. На третьем этапе эндосперм окончательно ассимилируется зародышем и исчезает. Последний этап у большинства растений протекает при прорастании семени; у тех из них, зрелые семена которых не содержат эндосперма, он начинается во время дифференциации зародыша и заканчивается к моменту созревания семени.

Типы развития эндосперма. Различают три основных типа эндосперма: *ядерный*, или *нуклеарный*, *клеточный*, или *целлюлярный*, и *базальный*. Впоследствии независимо от способа возникновения эндосперм всех типов становится клеточным (рис. 125).

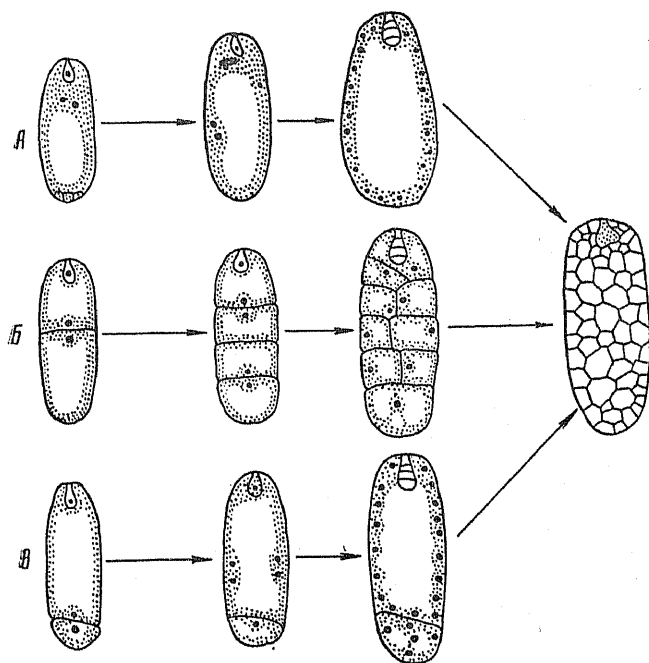


Рис. 125. Типы развития эндосперма у покрытосеменных (схема):

А — ядерный эндосперм, Б — клеточный эндосперм, В — Helobia-тип.

При нуклеарном типе развития эндосперма деление ядер не сопровождается образованием клеточных перегородок, поэтому в цитоплазме зародышевого мешка они располагаются свободно. Процесс деления во всех ядрах часто протекает синхронно. Вначале они заполняют микропиларную часть зародышевого мешка, окружая проэмбрио, а затем размещаются по его периферии вдоль оболочки, так как центральная область занята вакуолью. Расположение ядер по периферии зародышевого мешка облегчает обмен веществ между ними и окружающими эндосперм клетками и усиливает приток питательных веществ в зародышевый мешок.

Клеточные перегородки между ядрами закладываются позднее, после того как вся полость зародышевого мешка заполнится многочисленными ядрами. При ядерном типе эндосперма наблюдается значительное разнообразие ядер по величине, структуре и плоидности. В нижней части зародышевого мешка они, как правило, крупнее, что, по-видимому, объясняется лучшими условиями питания нижних ядер по сравнению с верхними.

Изучение преобразования нуклеарного эндосперма в клеточный у чистотела показало, что этот процесс начинается при шестиклеточном зародыше в микропилярной зоне зародышевого мешка вблизи зародыша. Стенки между ядрами закладываются в результате выпячивания плазмалеммы эндоспермального ценоцита со стороны его наружной оболочки. Вновь возникшая стенка начинает расти по направлению к центральной вакуоли зародышевого мешка. У подсолнечника образование клеточных перегородок начинается в периферийной зоне зародышевого мешка и продвигается к центру, а у звездчатки отмечается одновременная сегментация во всех частях зародышевого мешка.

Наблюдаются различные вариации переформирования нуклеарного эндосперма в клеточный; например, у злаков нуклеарный эндосперм полностью переходит в клеточный; у грецкого ореха — только частично, на периферии зародышевого мешка, остальная же часть сохраняется на стадии свободных ядер.

Согласно современным представлениям клеточные стенки эндосперма могут возникать как при взаимодействии телец аппарата Гольджи и мембран эндоплазматической сети, так и в результате образования фрагмопластов, связанных с наличием веретен деления при митозе. Преобразование нуклеарного эндосперма в клеточный у культурных злаков при благоприятных погодных условиях начинается спустя 48—72 ч после оплодотворения и заканчивается через 6—8 сут. Процесс образования клеток в эндосперме пшеницы наблюдается через 48 ч после оплодотворения, когда в зародышевом мешке имеется 100 свободных ядер. Зародыш в это время состоит из 4—6 клеток (Батыгина, 1974). У подсолнечника, цикория, скерды и других видов этот процесс идет более интенсивно, заканчиваясь обычно в течение двух-трех суток.

Нуклеарный тип эндосперма распространен и описан у многих семейств классов двудольные (Лютиковые, Сельдерейные, Розанные, Астровые) и однодольные (Лилейные, Злаковые и др.).

Клеточный, или целлюлярный, тип эндосперма отличается от нуклеарного тем, что при его формировании после первого и каждого из последующих делений ядер эндосперма сразу образуются клеточные перегородки. Он характерен для класса двудольные и подробно описан у бурачниковых, норичниковых, лобелиевых и др.

Характер развития этого типа эндосперма зависит от того, в каком направлении закладывается первая клеточная перегородка между ядрами. У одних видов направление первой перегородки непостоянно, оно может быть продольным, поперечным или наклонным, у других — строго постоянно: только поперечное или только продольное.

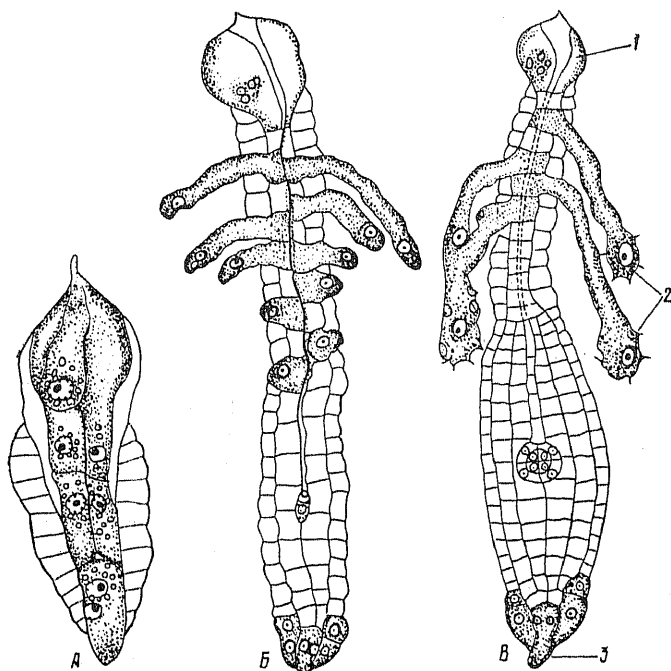


Рис. 126. Развитие клеточного (целлюлярного) эндосперма и образование первичных и вторичных гаусториев у центрантеры (*Centranthera hispida*).

А, Б, В — последовательные стадии развития зародыша и эндосперма: 1 — развитие микропилярных, 2 — латеральных, 3 — халазальных гаусториев.

Клеточный тип эндосперма обнаружен у большинства спайнолепестных и, по мнению многих эмбриологов, является более прогрессивным. Для клеточного эндосперма многих видов покрытосеменных растений характерно образование гаусториев, способствующих передаче пластических веществ в зародышевый мешок из клеток семяпочки и завязи. При этом, кроме микропилярных и халазальных гаусториев, из примыкающих к боковым стенкам зародышевого мешка клеток эндосперма развиваются жизнеспособные латеральные гаустории (рис. 126).

Базальный тип эндосперма является промежуточным между ядерным и клеточным типами. При его развитии после первого деления ядра всегда образуется клеточная перегородка, разделяющая зародышевый мешок на две неравные клетки: верхнюю (микропилярную) и нижнюю (халазальную). Затем в обеих клетках происходит или свободное деление ядер по типу нуклеарного эндосперма с последующей сегментацией, или сразу же образуются клетки. У некоторых видов при этом типе развития эндосперма наблюдается формирование гаусториев, которые часто имеют гифоподобные отростки, проникаю-

щие в ткань семязпочки. Базальный тип эндосперма встречается у сусаковых (Butomaceae), водокрасовых (Hydrocharitaceae), камнеломковых (Saxifragaceae).

Эндоспермальные гаустории способствуют повышению интенсивности обмена веществ во время роста и развития зародыша, так как облегчают приток питательных веществ в зародышевый мешок из окружающих тканей материнского растения. Ядра эндосперма и его гаусториев нередко становятся полиплоидными в результате следующих друг за другом эндомитозов. В них обнаружены также политенные хромосомы.

Развитие эндосперма у орхидных, подостемоновых, грушанковых и некоторых других семейств подавлено. В этом случае формирование его обрывается на очень ранней стадии, после нескольких первых делений, или не происходит совсем. Так, у некоторых видов орхидных (*Cypripedium insigne*) эндосперм развивается только на первых стадиях (его ядро делится один-два, реже три раза), причем всегда по нуклеарному типу. У других видов он совсем не развивается, так как второй спермий не сливается с ядром центральной клетки, а резорбируется в зародышевом мешке вскоре после слияния первого спермия с яйцеклеткой. При недоразвитии эндосперма зародыш утрачивает способность к дифференциации. У различных видов орхидей дифференциация зародыша происходит только при прорастании семян в условиях искусственной культуры на соответствующих питательных средах.

Описаны случаи неоднородности ткани эндосперма в семенах некоторых видов покрытосеменных растений (кукуруза). Это явление, называемое *мозаичностью эндосперма*, может быть обусловлено различными причинами: образованием многоядерных клеток, слиянием ядер — в результате чего в состав одного и того же эндосперма входят клетки, содержащие в ядрах разное число хромосом. Известны случаи, когда полярные ядра начинают делиться до слияния со спермием или последний сливается лишь с одним из них, и образовавшееся ядро эндосперма делится без последующего слияния со вторым полярным ядром. Кариологическая мозаичность эндосперма может возникать в результате нарушений в ходе митоза и эндомитоза, а также вследствие образования двух типов крахмала: крупного пластидного и мелкого митохондриального.

Мозаичность эндосперма цитологически мало изучена. Подробно это явление описано у пасленовых и мятликовых (кукуруза). Оно часто наблюдается у межвидовых гибридов. При изучении эндосперма у межвидовых гибридов табака были обнаружены клетки, содержащие в ядрах разное число хромосом.

У некоторых растений нередко проявляется влияние отцовского организма на характер развития эндосперма. Это явление получило название *ксенийности* и стало понятным лишь после открытия С. Г. Навашиным двойного оплодотво-

рения, вскрывшего половую природу эндосперма, возникающего в результате слияния ядра центральной клетки со вторым спермием. Следовательно, при формировании эндосперма может проявляться не только материнская, но и отцовская наследственность.

В отдельных случаях при опылении смесью пыльцы явление ксенийности эндосперма проявляется особенно рельефно (кукуруза). В зависимости от степени влияния чужой пыльцы на признаки эндосперма и другие ткани различают ксении I и II порядков. Ксении I порядка — это влияние пыльцы на формирование эндосперма в год опыления, а ксении II порядка, или метаксении, — это влияние пыльцы на клетки завязи, плода и другие материнские ткани цветка, например на оболочку семени. Под влиянием метаксений меняется анатомическое строение стенок плода, различным образом проявляется действие мужского организма и на околоплоднике.

Морфологическое строение зрелого эндосперма. Оно значительно проще и однообразнее по сравнению с морфологией зародыша, так как развитие эндосперма затормаживается на стадии многоклеточного образования, и он не достигает той дифференциации, которая свойственна зародышу, расчлененному на органы. Клетки эндосперма вытянутой или конической формы, по величине всегда крупнее клеток зародыша и часто имеют тонкие оболочки с порами и хорошо выраженными плазмодесмами.

С помощью метода электронной цитохимии изучали изменения, происходящие в периплазматическом пространстве и плазмалемме клеток корешков прорастающих зародышей ячменя, а также алейроновом слое эндосперма. После намачивания семян в первые часы после прорастания в клетках корешков происходит увеличение периплазматического пространства и плазмалемма приобретает извилистые очертания. Многочисленные плазмодесмы пронизывают толстые (3—6 мкм) стенки клеток алейронового слоя.

В тканях прорастающих зерновок одновременно с процессами синтеза и активации ферментов и гормонов идет гидролиз запасных белков, липидов и углеводов, осуществляется транспортировка образующихся продуктов к местам их превращения через высокодифференцированную систему плазмодесм.

Изучение ультраструктуры эндосперма на примере пшеницы показало, что оболочки его ядер имеют многочисленные поры, состоят из двух плотных слоев, разделенных перинуклеарным пространством.

Цитоплазма клеток эндосперма имеет хорошо развитую эндоплазматическую сеть, на наружной поверхности которой располагаются многочисленные рибосомы. Кроме гранулярной, в некоторых участках клеток наблюдается и гладкая эндоплазматическая сеть. В цитоплазме в изобилии присутствуют мито-

хондрии разнообразной формы с хорошо выраженными кристами, сферосомами, пластидами. Последние могут быть представлены лейкопластами, хромопластами, иногда хлоропластами.

В клетках эндосперма в качестве основных запасных веществ откладываются жиры, крахмал, белки, причем у многих семейств в зрелых семенах преобладает жир, реже — крахмал и белки, у злаков, например, белки часто сочетаются с крахмалом.

Запасные белки в клетках эндосперма представлены в форме алейроновых зерен. Алейроновый слой всегда один, он формируется только из наружных, пограничных клеток нуклеарного эндосперма. Работами Н. В. Цингер (1958) и других установлено, что алейроновый слой клеток злаков физиологически более активен по сравнению с остальной частью эндосперма, так как содержит различные ферменты, участвующие в гидролизе крахмала.

В исследованиях по определению роли мембран в отложении запасных веществ в зерновках кукурузы основное внимание было сосредоточено на алейроновых зернах. Результаты показали, что при образовании последних у кукурузы в отличие от двудольных растений из мембран эндоплазматической сети цитоплазмы формируются мелкие вакуоли с кристаллоидами; как правило, в одной вакуоли — один кристаллоид. Образование белковой глобулы можно наблюдать через 15 дней после опыления на участках гранулярной эндоплазматической сети с интенсивным накоплением протеидов. В течение последующих десяти дней белковые глобулы, имеющие трехслойную мембрану, растут и обособляются от эндоплазматической сети.

В эндосперме покрытосеменных присутствуют растворимые азотистые вещества в форме аминокислот (аргинин, гистидин, тирозин, триптофан, цистин, метионин, лейцин, пролин, оксипролин и пр.), а также различные физиологически активные вещества и ферменты: аскорбиновая кислота, гетероауксины, провитамины, витамины (B_1 , B_2 , B_3), никотиновая кислота, биотин, пероксидаза, цитохромоксидаза, полифенолоксидаза, дегидраза, каталазы, протеазы, пектидазы, липазы, амилаза, фитаза и др.

У некоторых растений, помимо углеводов, жиров и белков, в эндосперме откладываются дубильные вещества, смолы, алкалоиды, кристаллы минеральных солей.

Соотношение в зрелом семени объемов эндосперма и зародыша варьирует у различных видов растений (рис. 127): у одних эндосперм занимает большую часть семени (Мятликовые, Магнолиевые, Лютиковые, Маковые), у других сохраняется только в виде слоев по его периферии или полностью отсутствует (Мальвовые, Мотыльковые, Крестоцветные); промежу-

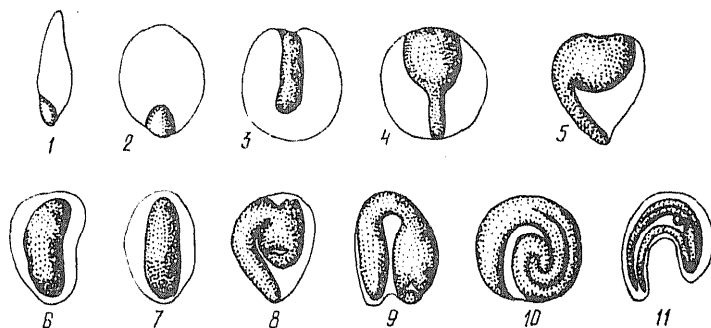


Рис. 127. Расположение зародышей в зрелых семенах у различных видов покрытосеменных растений (схема). Показано соотношение между размерами зародышей и эндоспермом (1—10) или периспермом (11):

1 — мятлик — *Poa juncifolia* (Gramineae), 2 — ожика обыкновенная — *Luzula campestris* (Juncaceae), 3 — кустистый гадючий лук — *Muscari racemosus* (Liliaceae), 4 — марена — *Rubia tinctorum* (Rubiaceae), 5 — горец — *Polygonum sagittatum* (Polygonaceae), 6 — табак — *Nicotiana glauca* (Solanaceae), 7 — итея виргинская — *Itea virginiana* (Saxifragaceae), 8 — жакмонция — *Jacquemontia ramnifolia* (Convolvulaceae), 9 — сида — *Sida rhombifolia* (Malvaceae), 10 — торница обыкновенная — *Spergula avensis* (Caryo phyllaceae), 11 — ночная красавица — *Mirabilis jalapa* (Nyctagonaceae); 1—10 — по Цингер, 11 — по Ус-тиновой и др.

точное положение занимают виды, у которых масса эндосперма примерно равна массе зародыша (Пасленовые, Норичниковые, Камнеломковые, Гречишные).

Развитие перисперма

У некоторых видов покрытосеменных растений при формировании семени в качестве постоянной запасающей ткани, кроме эндосперма, служит нуцеллус, называемый *периспермом*. В этом случае между периспермом и эндоспермом наблюдается полная функциональная аналогия. Основное различие между ними заключается в происхождении: эндосперм формируется только в результате оплодотворения и имеет гибридную природу, перисперм — из клеток нуцеллуса и принадлежит материнскому организму. Перисперм развивается обычно в семяпочках краcсинуцеллятного типа, т. е. имеющих мощный нуцеллус.

Наибольшего развития перисперм достигает у представителей порядка Centrospermae. Семейства, виды которых имеют семена с периспермом, довольно немногочисленны, так как нуцеллус обычно не достигает высокого уровня развития, характерного для эндосперма, и в большинстве случаев уничтожается развивающимся эндоспермом в процессе преобразования семяпочки в семя. Перисперм обнаружен у растений семейств: Маревые, Стрекулиевые, Никтагиновые, Мареновые, Гвоздичные, Перцевые, Имбирные, Канновые, Банановые и др.

Запасные вещества перисперма менее разнообразны, чем у эндосперма, чаще всего они представлены крахмалом, жиром, дубильными веществами и др.

Растения, имеющие семена с периспермом, рассматриваются систематиками как более примитивные по сравнению с растениями, имеющими семена без перисперма. Вопрос о причинах преобладания в семенах некоторых растений перисперма над эндоспермом не исследован.

Семена, содержащие перисперм, подразделяют на три типа.

Тип центросеменных. Это семена, запасающая ткань которых состоит только из перисперма, занимающего центральную часть семени, зародыш в них расположен по периферии семени. Эндосперм поглощается развивающимся зародышем в процессе его дифференцировки, а роль запасающей ткани в зрелом семени переходит к перисперму.

Семена с таким типом перисперма встречаются у представителей семейств Гвоздичные, Маревые, Мареновые, Никтагиновые (гвоздика, куколь, сахарная свекла, мирабилис и др.).

Тип перцевые. К нему относятся семена с массивным периспермом и слабо развитым эндоспермом; перисперм расположен по периферии семени, а зародыш — в центре и окружен эфемерным эндоспермом. Этот тип семян описан в семействе Перцевые (черный перец и др.).

Тип имбирные. К нему относятся семена, у которых обе запасающие ткани — перисперм и эндосперм, развиты примерно одинаково, причем первая располагается по периферии семени, соприкасаясь со второй, которая отделяет ее от зародыша. Эндосперм в этом случае выполняет роль посредника между периспермом и зародышем, выделяя ферменты, растворяющие клетки перисперма. Семена с периспермом и эндоспермом встречаются у представителей семейств Кувшинковые, Канновые, Имбирные (каспийский лотос, канна и др.).

Сравнивая взаимодействие между зародышем, эндоспермом и периспермом при прорастании семени и его развитии, можно отметить пассивность перисперма по сравнению с физиологически активными частями семени — зародышем и эндоспермом (Цингер, 1958); у него слабее выражена активность окислительных ферментов (например, дегидраз). Так как эндосперм и перисперм — промежуточные звенья между зародышем и материнским растением, то их влияние сказывается не только на развитии зародыша, но и на формировании семени и плода.

Развитие зародыша

Оплодотворенная яйцеклетка называется *зиготой*, или *зародышевой клеткой*. Она способна развиваться в новый организм и обладает двойственной наследственностью, т. е. качественно отличается как от яйцеклетки, так и от спермия. В со-

стоянии покоя зигота находится более продолжительное время, чем первичное ядро эндосперма. Обычно она имеет грушевидную или удлинненную форму, ее ядро располагается в верхней части клетки и окружено густой цитоплазмой, в которой содержатся лейкопласты, амилопласты, митохондрии, рибосомы, аппарат Гольджи, хорошо выраженная эндоплазматическая сеть.

У большинства видов покрытосеменных растений зигота приступает к первому делению только после развития эндосперма. У многих из них оно происходит при небольшом числе ядер эндосперма, например у кукурузы при 8—12 ядрах. Но есть и исключения. Так, у примуловых первое деление зиготы наступает лишь после того, как число ядер эндосперма достигнет 1000. У некоторых других видов первое деление зачатка эндосперма и зиготы происходят почти одновременно (*Alisma cuscuta*).

Первое деление зиготы, как и последующие, совершается путем митоза и сопровождается заложением поперечной перегородки между сформировавшимися ядрами. При этом образуются две неравные клетки, что связано с полярностью яйцеклетки, а затем и зиготы.

Морфофизиологическая полярность зиготы закономерна и для растений, и для животных. Причина этого явления выяснена пока недостаточно. По мнению одних исследователей, оно обусловлено градиентом концентрации веществ, регулирующих рост; по мнению других, определяется различием электро- и гидролитических потенциалов в верхней и нижней частях зиготы; есть и третья точка зрения, согласно которой — это результат действия наследственных факторов.

Итак, после первого деления зиготы возникают две неравные клетки: верхняя, менее крупная, называется *апикальной*, или *терминальной*, а нижняя, более крупная, — *базальной*. Из верхней клетки впоследствии развиваются основные части зародыша, из нижней формируется *подвесок*, или *суспensor*.

В дальнейшем в результате многочисленных делений, главным образом апикальной клетки, образуются многоклеточный зародыш (*проэмбрио*) округлой или яйцевидной формы с радиальной симметрией. По степени дифференциации различают зародыши, *расчлененные* и *не расчлененные* на органы. Первые в зрелых семенах всегда имеют семядоли, подсемядольное колено, почечку с зачатками стебля и листьев, зачаток корня и корневой чехлик; вторые представлены многоклеточными образованиями и встречаются у сапрофитных, элифитных и паразитных растений, например у повиликовых, а также в семействах Орхидные, Грушанковые.

По строению расчлененных зародышей покрытосеменные растения делятся на два класса: *двудольные* и *однодольные*. Начальные стадии развития зародыша протекают в обоих клас-

сах одинаково, различия начинаются с момента заложения точки роста и бугорков семядолей. Однодольные имеют одну семядолю, поэтому точка роста зародышевого стебля у них закладывается сбоку, благодаря чему зародыш имеет несимметричную форму. У двудольных — две семядоли, в центре между которыми закладывается точка роста, поэтому зародыш у растений этого класса имеет двустороннюю симметрию. Многие эмбриологи считают двудольность исходным типом образования зародыша у покрытосеменных, а однодольность — вторичным, возникшим из двудольности в результате постепенного преобладания в развитии одной семядоли над другой.

При формировании зародыша у его основания около подвеска развивается *гипофизис*, из которого в дальнейшем формируются инициальные клетки коры и чехлика корешка. На верхушке против гипофизиса развивается *эпифизис*, дающий начало инициальным клеткам эпидермиса и коры зачатка стебля. Далее в виде бугорков закладываются семядоли. Часть зародыша, из которой образуются семядоли, называется *семядольной*, или *стеблевой*, так как она дает начало зачатку стебля. Ниже формируются *подсемядольное колено*, или *гипокотиль* (корневая шейка), и *зачаток корня*; эта часть называется *корневой*. У проростков, кроме этих органов, развивается еще *эпикотиль* — надсемядольное колено, т. е. часть стебля между семядолями и первыми листьями (первое междоузлие).

У зародыша одновременно с наружной дифференциацией происходит и внутренняя, которая приводит к образованию двух зародышевых тканей: наружной — *туники* и внутренней — *корпуса*. В дальнейшем из туники развивается эпидермис, а из корпуса — кора и центральный цилиндр стебля. При общем сходстве строение и развитие зародыша у разных представителей покрытосеменных имеют ряд существенных различий.

Типы развития зародышей двудольных растений. Первую классификацию типов развития зародышей дал Шнарф (1929), а затем Джогансен (1950), положившие в ее основу работу Суэжа. Принятые в настоящее время классификации далеко не совершенны, так как они отражают лишь ранние фазы развития зародышей и не дают ясного представления об эмбриогенезе в целом. Шнарф описал следующие пять типов развития зародышей для двудольных (рис. 128).

Тип крестоцветные, или капустные. При этом типе развития основные части зародыша: семядоли, подсемядольное колено, зачатки стебля и корня формируются из верхней (апикальной) клетки, а из нижней (базальной) развивается только подвесок и гипофизис.

В верхней части зародыша перегородки после первых двух делений закладываются продольно, образуя четыре клетки квадранта, которые затем делятся периклинально и дают восемь клеток октанта. Наружные клетки октанта дают начало

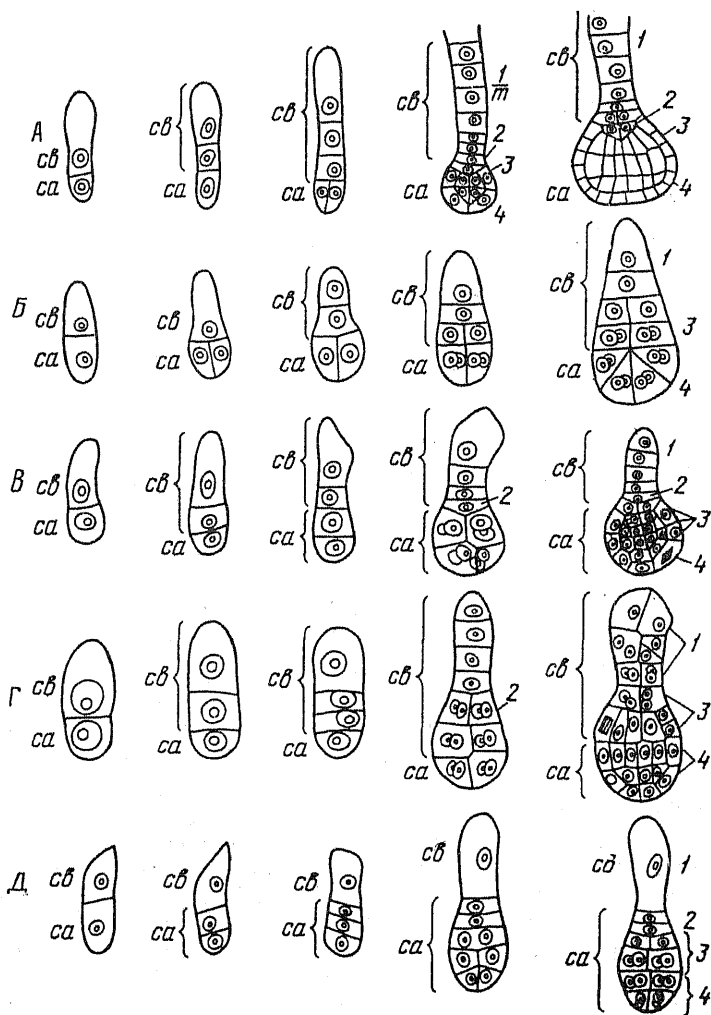


Рис. 128. Типы развития зародышей у двудольных:

А — Cruciferae; Б — Asteraceae; В — Solanaceae; Г — Chenopodiaceae; Д — Caryophyllaceae: 1 — подвесок, 2 — гипофизис, 3 — подсемядольное колено, 4 — семядоли, са — апикальная клетка, сб — базальная клетка. По Шнарфу.

тунике, а внутренние — корпусу. Число клеток в результате интенсивных митозов увеличивается, и по бокам многоклеточного зародыша начинают закладываться бугорки семядолей, одновременно образуются зачатки побега и корня. Из базальной клетки формируется подвесок, состоящий из нескольких мелких клеток.

Этот тип развития зародыша наиболее характерен для класса двудольных и встречается у растений семейств Крестоцветные, Онагровые, Норичниковые, Лютиковые, Губоцветные, Рутые, Молочайные, Мотыльковые и др. Зародыши, развивающиеся по типу крестоцветных, отличаются крупными семядолями, массивным корешком и чехликом. В меристеме семядолей развивается палисадная и губчатая паренхима.

Тип астровые, или сложноцветные. Зародыш формируется из обеих клеток: из апикальной развиваются семядоли, а из базальной — подсемядольное колено, корешок и подвесок. Дальнейшая дифференциация идет по типу крестоцветных.

Этот тип развития зародыша характерен для семейств Астровые и Розанные. Зародыши, развивающиеся по нему, имеют крупные семядоли с палисадной и губчатой паренхимой и массивный корешок с чехликом.

Тип пасленовые. Все основные органы зародыша формируются из апикальной клетки, а из базальной развиваются только подвесок и гипофизис.

Такой тип развития зародыша встречается у пасленовых, тутовых, леновых, лобелиевых. Зародыш типично двудольного строения с короткими семядолями и массивным корешком с чехликом.

Тип маревые. Как и тип пасленовые, характеризуется тем, что обе клетки, апикальная и базальная, делятся поперечно и участвуют в формировании основных частей зародыша: крупные семядоли, обычно изогнутые, с губчатой и палисадной паренхимой, образуются из апикальной клетки, а подсемядольное колено и подвесок — из базальной, гипофизис не выражен.

Встречается этот тип развития зародыша в семействах Маревые и Бурачниковые.

Тип гвоздичные. Все органы зародыша образуются из апикальной клетки; базальная клетка не делится, входит в состав подвеска и образует гаусторий с гипертрофированным ядром. Отклонения от этого типа развития заключаются главным образом в делении базальной клетки и образовании нитевидного подвеска, состоящего из нескольких клеток (*Saxifraga granulata*). Форма зародыша кольцеобразная. Этот тип развития описан у гвоздичных и камнеломковых (Суэж, 1933).

При изучении развития зародыша пиона установлено, что начальные фазы эмбриогенеза проходят по типу нуклеарного эндосперма путем свободного деления ядер. В результате появляется многоядерное предзародышевое образование, которое затем преобразуется в клеточное. На основе последнего начинается формирование нескольких меристематических бугорков, представляющих собой зачатки будущих зародышей, из которых только один развивается до зрелого состояния. Все остальные постепенно лизируются. Описанное отклонение в ходе раз-

вития зародыша по сравнению с другими у покрытосеменных растений позволило выделить особый тип формирования зародышей — пионовый.

Большое разнообразие строению зародышей придают подвески, с помощью которых они прикрепляются к стенке зародышевого мешка. Благодаря этим образованиям облегчается поступление к зародышу питательных веществ из окружающих тканей семязачатка. Они способствуют повышению интенсивности обмена веществ на ранних этапах роста и развития зародыша.

Подвески могут быть короткими, длинными, одноклеточными, многоклеточными, одноядерными, многоядерными. В цитоплазме их клеток обнаружены хлоропласты, лейкопласты, рибосомы, митохондрии, гладкая и гранулярная эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи. В крупных ядрах найдены гигантские политенные хромосомы. Клетки подвески часто развивают подвесочные гаустории, в которых имеются очень крупные ядра с высокой степенью полиплоидности.

Исключительно большое разнообразие подвесок описано у различных видов орхидных и бобовых. У гороха подвесок состоит из двух пар крест-накрест расположенных клеток с многочисленными ядрами. У некоторых видов люпина клетки подвески очень длинные и состоят из одного ряда одноядерных и двухъядерных клеток. Массивные подвески наблюдаются у зародышей люцерны, нута, чины, бобов.

Появление развитых подвесок и подвесочных гаусториев в эволюции является вторичным, более прогрессивным признаком, так как хорошо развитый и долго сохраняющийся подвесок обеспечивает зародышу лучшие условия питания, делает его более приспособленным к внешним условиям.

Развитие зародыша у однодольных растений. Рассмотрим его на примере мятликовых (пшеница) и лилейных (лук). У злаков зародыш сначала развивается по типу *Asteraceae*: зигота делится поперечной перегородкой на две неравные клетки — апикальную и базальную. Затем верхняя клетка делится продольно, а нижняя — поперечно (рис. 129). В дальнейшем клетки делятся в разных плоскостях и с различной скоростью: наиболее интенсивно в верхней зоне, прилегающей к источнику питания — эндосперму, замедленно в средней зоне и значительно — в базальной части, где формируется короткий подвесок.

Из верхней клетки образуются часть coleoptиле (влагалищный лист) и одна терминальная семядоля, которая имеет вид крупного пластинчатого тела, отделяющего зародыш от эндосперма, и называется *щитком*. С помощью щитка зародыш поглощает питательные вещества из клеток эндосперма. У большинства злаков в виде рудиментарного зачатка закладывается и вторая семядоля, называемая *эпипластом*. Из ниж-

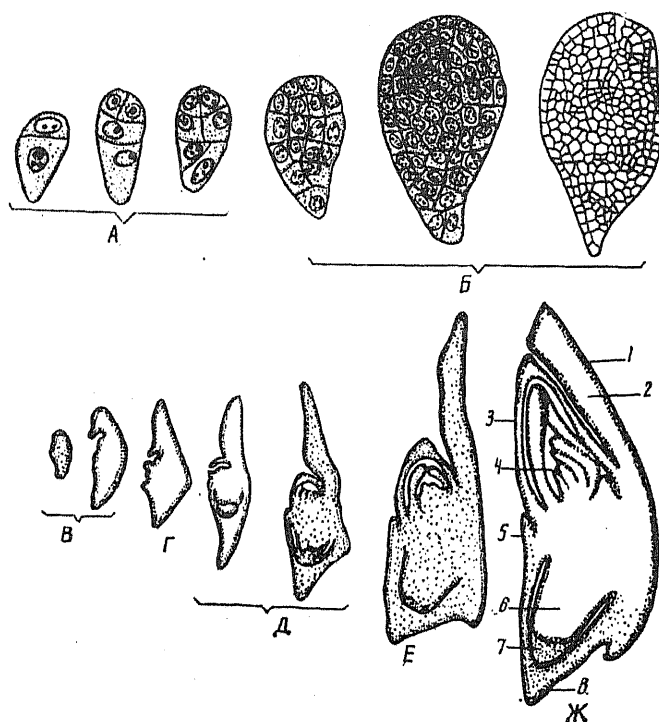


Рис. 129. Развитие зародыша пшеницы:

А — двухклеточный, четырехклеточный и многоклеточный предзародыши (через 1, 2—3 и 5 дней после самоопыления); Б, В — многоклеточные зародыши, у которых намечаются семядоли (через 7 дней после самоопыления); Г, Д — у зародышей намечаются почечка, coleoptile и эпибласт (через 10 дней после самоопыления); Е — дальнейшая дифференциация ранее заложившихся органов и образование корешка с чехликом; Ж — 25-дневный вполне сформированный зародыш: 1, 2 — щиток (семядоля), 3 — coleoptile (влагалищный лист), 4 — почечка с двумя-четырьмя листочками и точкой роста, 5 — эпибласт, 6, 7 — корешок с чехликом, 8 — coleorhiza (корневое влагалище). По Поддубной-Арнольди.

ней клетки образуются зачаток стебля, остальная часть coleoptile, подсемядольное колено, зачаток корешка и подвесок.

Зрелый зародыш злаков имеет щиток, эпибласт, coleoptile, почечку, первые листочки, зачаток стебля, подсемядольное колено, зачатки одного или нескольких корешков с чехликами и coleorhizu — корневое влагалище вокруг корешков (см. рис. 129, Ж).

Развитие зародыша у лилейных изучено на примере лука (*Allium putans*). Зрелый зародыш лука располагается в центре и окружен эндоспермом (рис. 130). Он имеет одну крупную изогнутую семядолю, почечку с зачатком листа и первичный корешок.

Особенности строения и биохимический состав зародышей. У многих видов покрытосеменных растений зародыши имеют

зеленую окраску благодаря присутствию в их клетках хлоропластов. Они описаны у 428 видов, принадлежащих к 224 родам из 72 семейств. Электронно-микроскопическое исследование хлоропластов зародыша позволило обнаружить высокую степень их дифференциации, хорошее развитие ламеллярной системы и связь ее с эндоплазматической сетью. Все это указывает на повышенную физиологическую активность этих пластид и способность зеленых зародышей к самостоятельному фотосинтезу.

Интересные данные об удивительной жизнеспособности зародыша лотоса сообщают Г. Я. Жукова и М. С. Яковлев (1976). Семена лотоса, пролежавшие долгое время в торфяных отложениях и найденные 50 с лишним лет тому назад на территории Китая, оказались жизнеспособными, и их удалось прорастить. Почечка зародыша у современных видов лотоса окрашена в зеленый цвет. Электронно-микроскопическое изучение почечки зародыша ископаемого лотоса показало, что ее клетки также содержат хлоропласты, которые сохранили целостность внутренней мембранной структуры. В строении хлоропластов, как и у современных лотосов, обнаружены большие плотные пачки дисков и крупные крахмальные зерна. Наряду с этим отмечены деструктивные изменения оболочки фотосин-

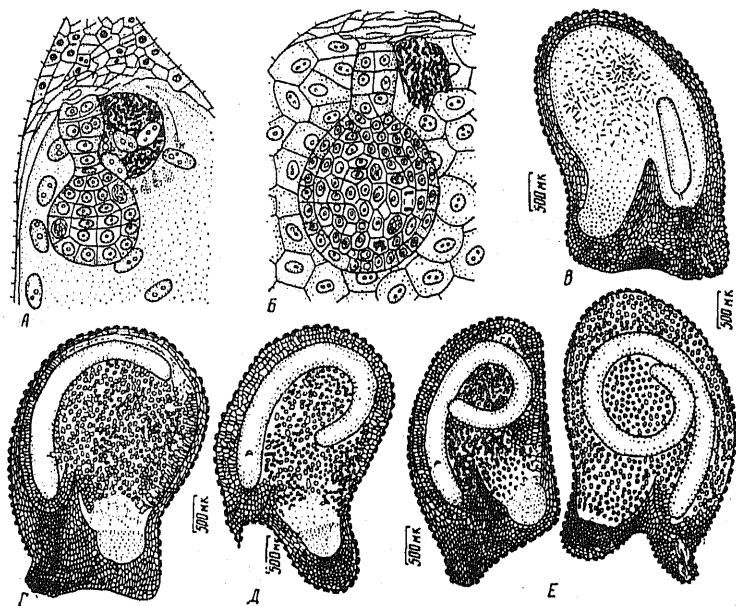


Рис. 130. Фазы развития зародыша лука (*Allium nutans*):

А — через 7 сут после опыления; Б — через 9; В — через 16; Г — через 19; Д — через 25; Е — через 35 сут после опыления.

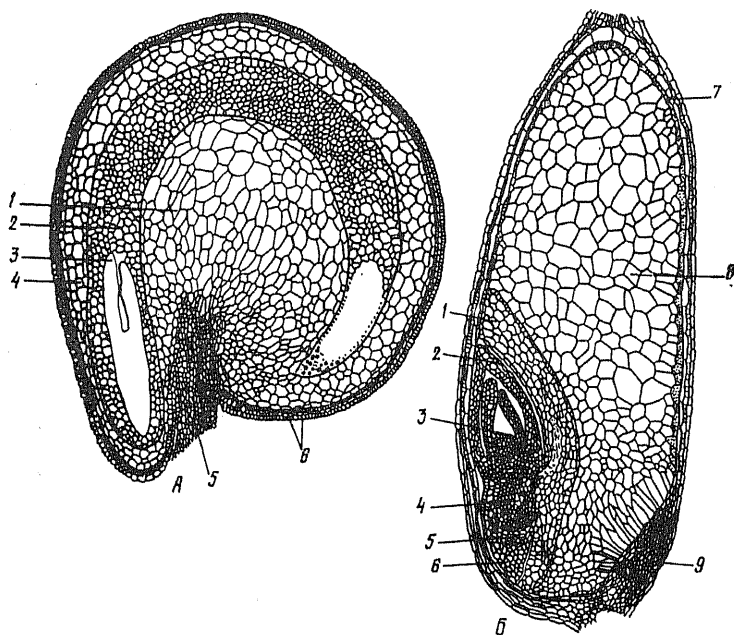


Рис. 131. Продольный разрез зрелого семени:

А — двудольного растения (свеклы): 1, 4 — перисперм, 2 — эндосперм, 3 — зародыш, 5 — семяножка, 6 — семенная кожура; Б — однодольного растения (сорго): 1 — щиток, 2 — колеоптиль, 3 — точка роста стебля, 4 — зачаток корешка, 5 — корневой чехлик, 6 — колеориза, 7 — алейроновый слой, 8 — эндосперм, 9 — рубчик.

тезирующих пластид, а у некоторых из них частично нарушена внутренняя мембранная система.

Форма, величина, положение зародыша у разных видов покрытосеменных растений, также как и состав запасных веществ в нем, различны. По форме зрелые зародыши в семенах очень разнообразны: они бывают прямые (подсолнечник), изогнутые (гвоздика, свекла), скрученные (повилика, заразиха), кольцевидные (куколь), полусогнутые, винтообразные (ряд видов пасленовых и никтагиновых и др.) (рис. 131).

По величине зародыши бывают крупные, средние, мелкие. По отношению к питательной ткани семени (эндосперму или перисперму) они могут располагаться различным образом: в центре, что типично для двудольных растений (Леновые, Мотыльковые, Пасленовые и др.), или на периферии (Гвоздичные, Никтагиновые). У мятликовых зародыши всегда находятся сбоку (см. рис. 131, Б) и занимают $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{8}$ ч. зрелого семени.

К запасным веществам зародыша относятся жиры, полисахариды, реже белки и сахара. В его клетках накапливаются

минеральные вещества (соли фосфора, магния, железа), а также окислительные ферменты (пероксидаза, оксидаза и др.), разнообразные витамины, гормоны роста (ауксины), что обеспечивает быстрое развитие зародыша при прорастании семени. В клетках зародыша присутствуют также алкалоиды, глюкозиды, эфирные масла, смолы, танины.

По составу запасных питательных веществ семена делят на группы:

крахмалистые, основное запасное вещество — крахмал; к ним относят семена культурных злаков — пшеницы, ржи, кукурузы, риса, ячменя, сорго и др.;

белковые, основное запасное вещество — белок. К ним относят семена бобовых культур — сои, фасоли, гороха, люпина и др.;

маслянистые, основное запасное вещество — жиры. К ним относят семена растений из семейств леновые, коноплевые — клещевина, подсолнечник, конопля, рапс, горчица;

содержащие клетчатку — это семена кофейного дерева, финиковой и бразильской пальм и др.

Зрелое семя защищено семенной кожурой, предохраняющей его от неблагоприятных воздействий окружающей среды. Кожура семени формируется из интегументов семяпочки, которые претерпевают ряд изменений в процессе развития. Наибольшим изменениям подвергается покровная ткань интегументов — наружный эпидермис, стенки клеток которого могут одревесневать, опробковевать и ослизниться. Часто в клетках интегументов (как в эпидермисе, так и в паренхиме) откладываются танины, что обуславливает темную окраску семян у многих видов покрытосеменных. В семенной кожуре содержатся также минеральные соли (главным образом производные щавелевой кислоты, кремний, фосфат магния), а у некоторых представителей покрытосеменных часто встречаются фенолы, альдегиды, аминокислоты (триптофан, аланин), различные пигменты и ферменты, тормозящие прорастание.

Морфология клеток, входящих в состав семенной кожуры, чрезвычайно разнообразна и является важным систематическим признаком для определения видов по семенам.

Развитие зародыша зависит от внешних условий и характера оплодотворения. Резкие колебания температуры или влажности, недостаточность питания, отдаленная гибридизация, действие высоких доз ионизирующих излучений и другие условия могут нарушать нормальный ход эмбриогенеза и вызывать частичную или полную стерильность и слабую жизнеспособность зародышей.

Электронно-микроскопическое изучение клеток зародышей семян сливы в условиях холодной (0—3°C) и теплой стратификации показало, что в клетках гипокотили и корневого апекса преобладают белковые тела и липидные глобулы. Во время

холодной стратификации отмечены изменения, обусловленные процессом мобилизации запасных веществ: набухание белковых тел и превращение их в прозрачные вакуоли, которые затем сливаются в клетках коры верхней и средней части гипокотилия (под семядольным узлом) и образуют центральную вакуоль. В это время в клетках возрастает число митохондрий и цистерн эндоплазматической сети, одновременно увеличивается объем ядрышка, развивается аппарат Гольджи, состояние которого говорит о его высокой функциональной активности. Клетки зоны корневого апекса имеют характерные признаки меристемы.

За последнее время большое распространение получила методика культуры изолированных зародышей на искусственных питательных средах. Разработаны методы культуры гибридных зародышей, позволяющие преодолеть непроращение гибридных семян, полученных при межвидовых и межродовых скрещиваниях. Культура зародышей на искусственных средах перспективна для генетико-селекционной практики, так как помогает получить потомство таких комбинаций отдаленных скрещиваний, семена от которых не удастся проращивать в обычных условиях. Использование этой методики открывает большие возможности для исследования физиологии развития зародышей, пыльников, завязей и семяпочек *in vitro*. Работы в этом направлении успешно проводят в нашей стране и за рубежом.

**Вопросы
для**

самопроверки

1. Чем отличается развитие нуклеарного типа эндосперма от клеточного и базального?
2. В чем отличие эндосперма от перисперма?
3. Чем обусловлено явление ксений?
4. Как объяснить явление мозаичности эндосперма у покрытосеменных растений?
5. Как формируется зародыш у однодольных (на примере пшеницы и лука)?
6. Каковы основные запасные вещества клеточного эндосперма?
7. Опишите типы развития зародышей у двудольных.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЦИТОЛОГИЧЕСКИХ МЕТОДОВ В ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ

Успехи современной цитологии открывают широкие перспективы для использования ее методов при решении многих проблем генетики и селекции. Связь, существующая между хромосомным механизмом и механизмом наследственности, позволяет цитологическим путем выявить причины тех или иных морфологических изменений у растений и животных.

При решении генетических и селекционных вопросов наилучшие результаты дает изучение хромосом во время мейоза, когда их структура и число определяются лучше всего. В этом отношении интересные данные получены при цитологическом исследовании межвидовых гибридов. Они показали, что нормальный мейоз у гибридов возможен в тех случаях, когда родители имеют одинаковое число хромосом, способных парно конъюгировать между собой. Это явление можно наблюдать и у некоторых межродовых гибридов с неодинаковыми геномами.

Однако у большинства межродовых гибридов конъюгация хромосом в мейозе отсутствует. В тех случаях, когда родители гибрида имеют различное число хромосом, количество бивалентов обычно равняется половине гаплоидного набора хромосом родителя с большим их числом. При этом обнаруживаются униваленты в числе, равном количеству хромосом родителя с меньшим их набором. Так, от скрещивания *Nicotiana rustica* ($2n=24$) \times *N. paniculata* ($2n=12$) в мейозе возникало 12 бивалентов и 12 унивалентов. То же самое наблюдалось у гибридов *Srepis setosa* ($n=4$) \times *S. biennis* ($n=20$), где обнаруживалось 10 бивалентов и 4 унивалента, что указывало на полиплоидный характер вида *S. biennis*.

Нередко униваленты, запаздывая в анафазном расхождении, не принимают участия в телофазном восстановлении и элиминируются. Существование непарных хромосом, остающихся в мейозе унивалентными, является причиной возникновения большого процента неполноценных, абортивных, пыльниковых зерен.

Изучение наборов хромосом и особенностей митотических делений привело ученых к открытию явлений полиплоидии и гаплоидии у различных систематических групп растений. Исследования показали также, что некоторые мутации характеризуются изменением хромосомного числа из нормальной формулы $2n$ в $(2n+1)$, $(2n-1)$ или $(2n+K)$. Для того чтобы судить о степени полиплоидности растения, недостаточно знать число его хромосом и сравнить с числом близкого вида, для подобного решения следует еще провести цитологический ана-

лиз. Так, при изучении мейоза у тетраплоида, полученного без скрещивания, обычно обнаруживаются группы из четырех хромосом. Кроме того, в мейозе могут возникать гаплоидные числа квадриналентов, диплоидные числа бивалентов или смесь тех и других. Иногда у подобных объектов наблюдается наличие трисомных групп, что указывает на некоторые нарушения в протекании мейоза.

Проблеме плодovitости полиплоидов придается громадное значение. Тем не менее, бывают случаи, когда стерильность гамет не вызывает опасений и даже желательна. Так, возделываемая в качестве салата триплоидная настурция (*Nasturtium officinale*) отличается пониженной плодovitостью, но прекрасно размножается вегетативным путем. Многие культурные растения, размножаемые луковицами (тюльпаны, нарциссы, канна и желтые лилии), также являются триплоидами. У вегетативно размножаемых культур, дающих съедобные плоды, бессемянность желательна и оказывается полезным признаком. Например, значительное число ценных американских сортов яблонь является триплоидами. У двулетних овощных культур, образующих в 1-й год жизни корнеплоды и клубни, стерильность не является препятствием при промышленном возделывании. Так обстоит дело и с триплоидным гибридом сахарной свеклы, отличающимся высоким содержанием сахара в соке, большой массой корня, а следовательно, и большой урожайностью сахара с 1 га. Поскольку сахарная свекла самостерильна, при совместном выращивании тетраплоидов и диплоидов гаплоидные пылевые трубки, образующиеся из пыльцы диплоидов, на рыльцах диплоидов, а также тетраплоидов растут гораздо быстрее, чем диплоидные трубки из пыльцы тетраплоидов, в результате чего преобладает опыление гаплоидной пылью. Триплоидные гибриды, полученные таким образом, по урожайности превышают диплоидные сорта.

Не менее значительна роль цитологической науки в познании мутационной изменчивости. Понимание природы генных мутаций совершенно необходимо для правильной интерпретации биологических явлений, а следовательно, и искусственного управления изменчивостью в ряде поколений.

Спонтанные мутации, крайне редко возникающие среди гомотизиготных самоопылителей, нельзя считать перспективными для селекционных исследований; в гибридном или гетерозиготном материале они встречаются гораздо чаще. Тем не менее, следует признать значение этих мутаций в эволюционном процессе как основного источника новых форм и видов. Большинство из них оказываются рецессивными и вредными. Естественный отбор производит отсев вредных мутаций и сохраняет лишь те, которые соответствуют существующим условиям среды.

Возникновение мутаций в естественных условиях, как и в культуре, подчинено определенным закономерностям. У пере-

крестноопыляемых растений мутации в гетерозиготном состоянии передаются по наследству во многих поколениях. Они могут стабилизироваться или элиминироваться в зависимости от свойств, которые приобретают растения с их возникновением. У самоопыляющихся растений в связи с их гомозиготностью мутации сохраняются или отсеиваются очень быстро.

Не всегда признаки, желательные для селекции, способствуют выживанию растений в природе. Спонтанные мутации, сохранившиеся в естественных условиях, могут содержать признаки как соответствующие, так и не соответствующие интересам селекции. Отсюда возникает потребность в проведении экспериментальных работ по получению хозяйственно ценных и полезных для самого организма мутаций. Несмотря на то что при искусственном получении мутаций также возникает значительное число изменений бесполезных и даже вредных, широта масштабов опытов открывает возможности выбора, чего нет при исследовании спонтанных мутаций. Результатом этой работы является выведение сортов культурных растений, отличающихся высокой урожайностью, комплексным иммунитетом к ряду заболеваний, скороспелостью и неполегаемостью, пригодных для механизированного возделывания.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Класс двудольные — *Dicotyledoneae*

Семейство Маковые — *Papaveraceae* Juss.

Мак масличный — *Papaver somniferum* L. 20, 22

Семейство Тутовые — *Moraceae* Link

Хлебное дерево — *Artocarpus integer* (Thunb.) Merrill 56
Инжир, смоква — *Ficus carica* L. 26
Тута белая (шелковица) — *Morus alba* L. 28
Тута черная — *Morus nigra* L. 89—106, 308

Семейство Коноплевые — *Cannabaceae* Endlich.

Конопля культурная — *Cannabis sativa* L. 20
Хмель — *Humulus lupulus* L. 20

Семейство Крапивные — *Urticaceae* Juss.

Рамн — *Boechmeria nivea* (L.) Gaudich 22, 28

Семейство Ореховые — *Juglandaceae* Richard et Kunt.

Орех серый — *Juglans cinerea* L. 32
Орех маньчжурский — *Juglans manshurica* Maxim 32
Орех черный — *Juglans nigra* L. 32
Орех грецкий — *Juglans regia* L. 32

Семейство Маревые — *Chenopodiaceae* Vent.

Свекла обыкновенная (сахарная) — *Beta vulgaris* L. 18
Шпинат огородный — *Spinacia oleracea* L. 12

Семейство Гречишные — *Polygonaceae* Juss.

Гречиха культурная — *Fagopyrum esculentum* Moench 16
Гречиха сахалинская — *Polygonum sachalinense* F. Schmidt 44
Ревень татарский — *Rheum tataricum* L. 22, 44
Щавель кислый — *Rumex acetosa* L. 14, 15, 21, 22, 29

Семейство Чайные — *Theaceae* Don.

Чай китайский — *Thea sinensis* L. 30

Семейство Тыквенные — *Cucurbitaceae* Juss.

Арбуз столовый — *Citrullus vulgaris* Schrad. 22, 14
Дыня китайская — *Cucumis melo* L. 20, 22, 24
Огурец — *Cucumis sativus* L. 14
Тыква гигантская — *Cucurbita maxima* Duch. 40, 24
Тыква мускатная — *Cucurbita moschata* Duch. 40, 24
Тыква-пепо (кабачок, патиссон) — *Cucurbita pepo* L. 24, 40, 28
Люфа гигантская цилиндрическая — *Luffa cylindrica* (L.) Roem. 22, 26

Семейство Капустные — Brassicaceae Burnett.

Хрен — <i>Armoracia rusticana</i> (Lam.) Gaerth	32
Брюква, репа, турнепс — <i>Brassica campestris</i> var. <i>rapifera</i>	20
Капуста китайская — <i>Brassica chinensis</i> L.	20
Горчица сарептская — <i>Brassica juncea</i> (L.) Coss.	36
Горчица черная (французская) — <i>Brassica nigra</i> Koch.	16
Рапс — <i>Brassica oleifera</i> Moench	36, 38
Капуста кочанная — <i>Brassica oleracea</i> L.	18, 36
Капуста пекинская — <i>Brassica pekinensis</i> (Lour.) Rupr.	20
Репа и турнепс — <i>Brassica rapa</i> L.	20
Рыжик посевной — <i>Camelina sativa</i> (L.) Crantz	28, 40, 42
Крамбе абиссинское — <i>Crambe abyssinica</i> Hoch.	90
Редька посевная (культурная) — <i>Raphanus sativus</i> L.	18, 36
Горчица белая — <i>Sinapis alba</i> L.	24

Семейство Эбеновые — Ebenaceae Gürke in Engler et Prantl

Хурма восточная — <i>Diospyros kaki</i> Thunb.	54—56, 90
Хурма кавказская — <i>Diospyros lotus</i> L.	30

Семейство Стрекулиевые — Streculaceae Bartl.

Шоколадное дерево — <i>Theobroma cacao</i> L.	16, 20, 26
---	------------

Семейство Мальвовые — Malvaceae Juss.

Қанатник — <i>Abutilon avicennae</i> Gaertn.	42
Хлопчатник древовидный — <i>Gossypium arboreum</i> L.	26
Хлопчатник перуанский (египетский) — <i>Gossypium barbadense</i> L.	52
Хлопчатник травянистый (гуза) — <i>Gossypium herbaceum</i> L.	26
Хлопчатник обыкновенный — <i>Gossypium hirsutum</i> L.	52
Хлопчатник перувианский — <i>Gossypium peruvianum</i> Cav.	52
Хлопчатник стуртианум — <i>Gossypium sturtianum</i> J. H. Willis	26
Кенаф — <i>Hibiscus cannabinus</i> L.	36
Бамя — <i>Hibiscus esculentus</i> L.	65, 72, 118, 120, 122, 130—132

Семейство Молочайные — Euphorbiaceae Endlich.

Тунг японский — <i>Aleurites cordata</i> R. Br	22
Тунг китайский — <i>Aleurites fordii</i> Hemsl.	22
Тунг молуккский, свечное дерево — <i>Aleurites moluccana</i> (L.) Willd.	44, 22
Тунг трехсеменной — <i>Aleurites trisperma</i> Blanco	22
Гевея бразильская — <i>Hevea brasiliensis</i> M. Arg.	34, 36
Манихот сладкий — <i>Manihot dillcisi</i> (I. F. Gmel.) Pax	36
Манихот съедобный — <i>Manihot esculenta</i> Crantz	36
Клещевина занзибарская — <i>Ricinus communis</i> L.	20
Клещевина крупноплодная — <i>Ricinus macrocarpus</i> G. Por.	20

Семейство Розанные — Rosaceae Juss.

Подсемейство розовые — Rosoideae

Земляника садовая — <i>Fragaria ananassa</i> Duch.	56
Земляника чилийская — <i>Fragaria chiloensis</i> Duch.	56
Клубника — <i>Fragaria elatior</i> Ehrh.	14
Земляника садовая (ананасная) — <i>Fragaria grandiflora</i> Ehrh.	56
Земляника мускатная (клубника) — <i>Fragaria moschata</i> Duch.	42
Клубника восточная — <i>Fragaria orientalis</i> A. Los	28
Клубника лесная — <i>Fragaria vesca</i> L.	14
Земляника виргинская — <i>Fragaria virginiana</i> Duch.	56
Ежевика синеватая — <i>Rubus caesius</i> L.	28
Малина обыкновенная — <i>Rubus idaeus</i> L.	14, 21, 28, 35, 42

Подсемейство яблоневые — Maloideae (Pomoideae)

Боярышник понтийский — <i>Crataegus pontica</i> C. Koch	68
Айва продолговатая — <i>Cydonia oblonga</i> Mill.	34
Яблоня ягодная — <i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	34
Яблоня домашняя (культурная) — <i>Malus domestica</i> Borkh.	34, 51
Мушмула германская — <i>Mespilus germanica</i> L.	34
Груша Бретшнейдера — <i>Pyrus bretschneideri</i> Rehd.	34
Груша обыкновенная — <i>Pyrus communis</i> L.	34
Роза — <i>Rosa centifolia</i> L.	28
Роза — <i>Rosa gallica</i> L.	21, 28
Рябина обыкновенная — <i>Sorbus aucuparia</i> L.	34
Рябина домашняя — <i>Sorbus domestica</i> L.	34

Подсемейство сливовые — Prunoideae

Миндаль обыкновенный — <i>Amygdalus communis</i> L.	16
Абрикос обыкновенный — <i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	16
Черешня — <i>Cerasus avium</i> (L.) Moench	16, 24, 32
Черешня — <i>Cerasus fruticosa</i> Pall.	32
Вишня обыкновенная — <i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	32
Персик обыкновенный — <i>Persica vulgaris</i> Mill.	16
Алыча — <i>Prunus capsica</i> Koval. et Ekim.	16
Алыча — <i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	16
Алыча — <i>Prunus divaricata</i> Lebed.	16, 17, 24, 48
Слива домашняя — <i>Prunus domestica</i> L.	16, 48
Слива китайская, живообразная — <i>Prunus salicina</i> Lindl.	16
Слива абрикосовая — <i>Prunus simonii</i>	16
Терн — <i>Prunus spinosa</i> L.	16, 24, 32, 40, 48
Слива уссурийская — <i>Prunus ussuriensis</i> Maxim.	34

Семейство Крыжовниковые Grossulariaceae D. C.

Крыжовник культурный — <i>Grossularia reclinata</i> Mill.	16
Смородина черная — <i>Ribes nigrum</i> L.	16
Смородина золотистая — <i>Ribes odoratum</i> Wendl.	16
Смородина красная — <i>Ribes rubrum</i> L.	16
Смородина обыкновенная — <i>Ribes vulgaris</i> L.	16

Семейство Мотыльковые — Fabaceae Lindl. (Papilionaceae Giseke)

Арахис подземный — <i>Arachis hypogaea</i> L.	40
Акация желтая — <i>Caragana arborescens</i> Lam.	16
Нут культурный (горообразный) — <i>Cicer arietinum</i> L.	14, 16, 24, 32, 33

Бобы культурные — <i>Faba vulgaris</i> Moench	12
Соя культурная — <i>Glycine hispica</i> Maxim.	20, 38, 40
Чина посевная — <i>Lathyrus sativus</i> L.	14
Чечевица кулинарная — <i>Lens culinaris</i> Medik.	12
Чечевица культурная (пищевая) — <i>Lens esculenta</i> Moench	14
Лядвенец рогатый — <i>Lotus corniculatus</i> L.	12, 24
Люпин бело-розовый — <i>Lupinus albococcineus</i> (Hort.)	48
Люпин белый — <i>Lupinus albus</i> L.	40, 48, 50
Люпин узколистный — <i>Lupinus angustifolius</i> L.	40
Люпин древовидный — <i>Lupinus arboreus</i> Atab. et Maiss.	48
Люпин древесный — <i>Lupinus arboreus</i> Sims.	48
Люпин Баркера — <i>Lupinus barkeri</i> Lindl.	50, 48
Люпин элегантный — <i>Lupinus elegans</i> H. B. K.	48
Люпин Хартвега — <i>Lupinus hartwegii</i> Lindl.	48—50
Люпин гибридный — <i>Lupinus hybridus</i> Lemaire	48
Люпин желтый — <i>Lupinus luteus</i> L.	52, 50
Люпин изменчивый — <i>Lupinus mutabilis</i> Sweet	42, 48
Люпин карликовый — <i>Lupinus nanus</i> Dougl.	40
Люпин поздноцветущий — <i>Lupinus opsianthus</i> Atab. et Maiss.	48
Люпин украшенный — <i>Lupinus ornatus</i> Dougl.	48
Люпин мохнатый — <i>Lupinus pilosus</i> L.	40, 41, 50
Люпин многолетний — <i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.	48
Люпин пушистый — <i>Lupinus pubescens</i> Benth	48
Люпин жесткий — <i>Lupinus subcarnosus</i> Hook	36
Люпин Вавилова — <i>Lupinus vavilovi</i> Atab. et Maiss.	50
Люцерна древовидная — <i>Medicago arborea</i> L.	32
Люцерна северная — <i>Medicago borealis</i> Grossh.	16, 18
Люцерна решетчатая — <i>Medicago canacellata</i> M. B.	48
Люцерна голубая — <i>Medicago coerulea</i> Less.	16
Люцерна дагестанская — <i>Medicago daghestanica</i> Rupr.	16
Люцерна джавახетская — <i>Medicago dzawakhetica</i> Bordz	16
Люцерна серповидная, желтая — <i>Medicago falcata</i> L.	16
Люцерна гемициклическая — <i>Medicago hemicycla</i> Grossh.	16
Люцерна хмелевидная — <i>Medicago lupulina</i> L.	16
Люцерна округлая — <i>Medicago orbicularis</i> (L.) Bart.	16
Люцерна романская — <i>Medicago romanica</i> Prod.	16
Люцерна синяя, посевная — <i>Medicago sativa</i> L.	16, 32
Люцерна Траутфеттера — <i>Medicago trautvetteri</i> Summ.	16
Донник белый — <i>Melilotus albus</i> Desr.	16, 24, 32
Донник желтый — <i>Melilotus officinalis</i> Desr.	16
Эспарцет высокий — <i>Onobrychis altissima</i> Grossh.	14
Эспарцет посевной — <i>Onobrychis arenaria</i> DC.	14, 28
Эспарцет закавказский — <i>Onobrychis transcaucasica</i> Grossh.	28
Эспарцет виколистный — <i>Onobrychis vicifolia</i> Scop.	22, 28
Фасоль остролистная, тепари — <i>Phaseolus acutifolius</i> A. Gray	22
Фасоль угловатая, адзуки — <i>Phaseolus angularis</i> Willd.	22

Маш — <i>Phaseolus aureus</i> Roxb	22
Фасоль рисовая — <i>Phaseolus calcaratus</i> Roxb.	22
Фасоль многоцветковая — <i>Phaseolus coccineus</i> L.	22
Май, урд — <i>Phaseolus mungo</i>	22, 24
Фасоль обыкновенная — <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	22
Горох абиссинский — <i>Pisum abyssinicum</i> Braun	14
Горох кормовой, пелюшка — <i>Pisum arvense</i> L.	14
Горох посевной — <i>Pisum sativum</i> L.	14
Клевер александрийский — <i>Trifolium alexandrinum</i> L.	16
Клевер земляничный — <i>Trifolium fragiferum</i> L.	16
Клевер гибридный (розовый) — <i>Trifolium hybridum</i> L.	16
Клевер пунцовый — <i>Trifolium incarnatum</i> L.	14
Клевер средний — <i>Trifolium medium</i> L.	80, 96—98
Клевер паннонский — <i>Trifolium pannonicum</i> Jacq.	≈ 96, 98, ≈ 126, ≈ 130, ≈ 180
Клевер луговой — <i>Trifolium pratense</i> L.	14
Клевер ползучий — <i>Trifolium repens</i> L.	28, 32, 48
Клевер персидский (шабдар) — <i>Trifolium resupinatum</i> L.	14, 16, 32
Клевер красный — <i>Trifolium rubens</i> L.	16
Клевер подземный — <i>Trifolium subterraneum</i> L.	18, 16
Вика крупноцветная — <i>Vicia amphicarpa</i> L.	10
Вика узколистная — <i>Vicia angustifolia</i> Roth.	12
Горошек мышиный — <i>Vicia cracca</i> L.	12, 14, 18, 21, 24, 28
Французская чечевица — <i>Vicia ervilia</i> (L.) Willd	14
Вика нарбонская — <i>Vicia narbonensis</i> L.	14
Вика паннонская — <i>Vicia panonica</i> Crantz	12
Вика призаборная — <i>Vicia sepium</i> L.	14, 16—18
Вика посевная — <i>Vicia sativa</i> L.	12
Вика тонколистная — <i>Vicia tenuifolia</i> Roth.	24
Вика мохнатая — <i>Vicia villosa</i> Roth.	14

Семейство Гранатовые — *Punicaceae* Horan.

Гранат — <i>Punica granatum</i> L.	16, 18, 19
------------------------------------	------------

Семейство Миртовые — *Myrtaceae* Juss.

Фейхоа — <i>Feijoa sellowiana</i> Beig.	22
---	----

Семейство Анакардиевые — *Anacardiaceae* Lindl.

Фисташка атлантическая — <i>Pistacia atlantica</i> Desf.	28
Мастаковый кустарник — <i>Pistacia lentiscus</i> L.	24
Фисташка настоящая — <i>Pistacia vera</i> L.	30

Семейство Рутые — *Rutaceae* Juss.

Лайм — <i>Citrus aurantifolia</i> (Christm.) Swingle	18, 27
Апельсин кислый (горький), бигардия — <i>Citrus aurantium</i> L.	18
Папеда целебеская — <i>Citrus celebica</i> Koord	18
Мандарин сладкий — <i>Citrus deliciosa</i> Tenore	18, 36
Пампельмус, щедок — <i>Citrus grandis</i> Osbeck	18
Папеда ежегlistая — <i>Citrus hystrix</i> DC	18
Дикорастущая папеда, ичанг — <i>Citrus ischangensis</i> Swinkl.	18
Юзу — <i>Citrus junos</i> (Sieb.) Tan.	18
Лимон — <i>Citrus limon</i> (L.) Burm.	18, 36
Папеда крупнокрылая — <i>Citrus macroptera</i> Montr.	18
Мандарин — <i>Citrus madurensis</i> Montr.	18
Цитрон — <i>Citrus medica</i> L.	18

Цитрус мелкоплодный — <i>Citrus microcarpa</i> Bunge	18
Суммер-апельсин — <i>Citrus natsudaikai</i> Hayata	18, 36
Мандарин благородный — <i>Citrus nobilis</i> Lour.	18
Грейпфрут — <i>Citrus paradisi</i> Macf.	18
Мандарин — <i>Citrus reticulata</i> Blance	18, 36
Апельсин сладкий — <i>Citrus sinensis</i> Osbeck.	18, 27, 36
Цитрус тачибана — <i>Citrus tachibana</i> (Nak.) Ta- naka	18

Семейство Леновые — *Linaceae* S. F. Gray

Лен-долгунец — <i>Linum usitatissimum</i> L.	30—32
--	-------

Семейство Кисличные — *Oxalidaceae* R. Brown in Tuckey

Кислица клубеносная — <i>Oxalis tuberosa</i> Caldas	14, 60
---	--------

Семейство Гераниевые — *Geraniaceae* Juss.

Пеларгония — <i>Pelargonium roseum</i> (L.) Willd.	72 (144)
--	----------

Семейство Сельдерейные — *Apiaceae* Lindl. (*Umbelliferae* Juss.)

Укроп — <i>Anethum graveolens</i> L.	22
Сельдерей — <i>Apium graveolens</i> L.	22
Тмин — <i>Carum carvi</i> L.	22, 20
Кориандр посевной — <i>Coriandrum sativum</i> L.	22
Морковь — <i>Daucus carota</i> L.	18
Петрушка — <i>Petroselinum segetum</i> (L.) Koch.	18

Семейство Виноградовые — *Vitaceae* Juss.

Виноград амурский — <i>Vitis amurensis</i> Rupr.	38
Виноград Берланда, горный, зимостойкий — <i>Vitis berlandieri</i> Planch.	38
Виноград Изабелла — <i>Vitis labruska</i> L.	38
Виноград круглолистный — <i>Vitis rotundifolia</i> Mi- chaux	40
Виноград настоящий — <i>Vitis vinifera</i> L.	38, 76
Виноград лисий — <i>Vitis vulpina</i> L.	38

Семейство Маслиновые — *Oleaceae* Hoffm. et Link

Маслина культурная, оливковое дерево — <i>Olea europaea</i> L.	28
--	----

Семейство Мареновые — *Rubiaceae* Juss.

Хинное дерево — <i>Cinchona calisaya</i> Wedd.	34 (68)
Кофе арабийский — <i>Coffea arabica</i> L.	22, 44
Кофе конголезский — <i>Coffea canephora</i> Pierre	22, 44
Кофе либерийский — <i>Coffea liberica</i> Bull.	22, 44

Семейство Вьюнковые — *Convolvulaceae* Juss.

Батат — <i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam.	84, 90
--	--------

Семейство Пасленовые — *Solanaceae* Juss.

Перец красный — <i>Capsicum annum</i> L.	12, 24
Томат настоящий — <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	12, 24, 48
Махорка — <i>Nicotiana rustica</i> L.	48
Табак настоящий — <i>Nicotiana tabacum</i> L.	48, 24
Баклажан — <i>Solanum melongena</i> L.	24, 36, 49
Картофель — <i>Solanum tuberosum</i> L.	24, 48, 72, 36, 96

Семейство Кунжутные — *Pedaliaceae* R. Br.

Кунжут индийский — <i>Sesamum indicum</i> L.	26
--	----

Семейство Губоцветные — Lamiaceae Lindl (Labiatae Juss.)

Лаванда обыкновенная — <i>Lavandula vera</i> DC	50
Мята перечная — <i>Mentha piperita</i> L.	36, 64—128, 144
Перилла (судза) — <i>Perilla frutescens</i> Brit.	38, 40
Шалфей мускатный — <i>Salvia sciarea</i> L.	22

Семейство Астровые — Asteraceae Dum. (Compositae Giseke)

Сафлор — <i>Carthamus tinctorius</i> L.	24
Цикорий корневой — <i>Cichorium inthbus</i> L.	18
Подсолнечник культурный — <i>Helianthus annuus</i> L.	34
Земляная груша (топинамбур) — <i>Helianthus tuberosus</i> L.	102

Класс однодольные — Monocotyledoneae

Семейство Лилейные — Liliaceae Juss.

Лук репчатый — <i>Allium cepa</i> L.	16
Лук-батун (татарка) — <i>Allium fistulosum</i> L.	16
Лук-порей — <i>Allium porrum</i> L.	16
Лук-чеснок — <i>Allium sativa</i> L.	16, 48

Семейство Бромелиевые — Bromeliaceae Juss.

Ананас настоящий — <i>Ananas comosus</i> L. Merr.	50, 75, 100
---	-------------

Семейство Банановые — Musaceae Juss.

Банан бальбизiana — <i>Musa balbisiana</i> Colla	22, 33
Банан десертный (яблочный) — <i>Musa sapientum</i> L.	16, 22, 32, 44, 48, 55, 77, 88

Семейство Мятликовые — Poaceae Barnhart (Gramineae Juss.)

Житняк гребенчатый — <i>Agropyron cristatum</i> Gaerth.	14, 28, 42
Пырей ползучий — <i>Agropyron repens</i> (L.) Beauv.	28, 42
Житняк сибирский — <i>Agropyron sibiricum</i> (Willd) Beauv.	14, 28
Полевница белая — <i>Agrostis alba</i> L.	28, 42, 56
Лисохвост луговой — <i>Alopecurus pratensis</i> L.	28
Райграс высокий — <i>Arrhenatherum eletius</i> M. et K.	28
Овес византийский — <i>Avena byzantina</i> C. Koch	42, 44
Овес посевной (культурный) — <i>Avena sativa</i> L.	42, 48, 63
Овес песчаный — <i>Avena strigosa</i> Schreb.	14, 28
Бамбук обыкновенный — <i>Bambusa vulgaris</i> Schreb.	72
Костер безостый — <i>Bromus inermis</i> Leyss.	42, 49, 54—58, 70
Ежа сборная — <i>Dactylis glomerata</i> L.	14, 27—31, 42
Луговик дернистый — <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.)	24—25, 26, 28
Ежовник, пайза — <i>Echinochloa frumentacea</i> Link.	36, 54
Волоснец сибирский — <i>Elymus sibiricum</i> L.	28
Овсяница луговая — <i>Festuca pratensis</i> Huds.	14, 42
Ячмень двурядный (культурный) — <i>Hordeum distichon</i> L.	14
Ячмень многорядный (культурный) — <i>Hordeum vulgare</i> L.	14, 28
Райграс многоукосный — <i>Lolium multiflorum</i> Lam.	14
Райграс пастбищный — <i>Lolium perenne</i> L.	14, 28
Рис посевной — <i>Oryza sativa</i> L.	24
Просо обыкновенное — <i>Panicum miliaceum</i> L.	36, 54, 72
Тимофеевка луговая — <i>Phleum pratense</i> L.	14, 35, 36, 42
Мятлик луговой — <i>Poa pratensis</i> L.	28, 36, 50—124
Сахарный тростник Барбера — <i>Saccharum barberi</i> Jeswiet	82—124

Тростник сахарный (благородный) — <i>Saccharum officinarum</i> L.	60, 80, 90
Тростник сахарный (китайский) — <i>Saccharum sinense</i> Roxb.	116, 118, 120
Сахарный тростник дикий — <i>Saccharum spontaneum</i> L.	40—128, 48—130
Бамбук японский — <i>Sasa japonica</i> Mak.	48
Рожь культурная (посевная) — <i>Secale cereale</i> L.	14
Рожь горная — <i>Secale montanum</i> Guss	18
Чумиза — <i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.	20
Сорго — <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	
Сорго кафское — <i>Sorghum cafforum</i> Beauv	20
Сорго каудатум — <i>Sorghum caudatum</i> (Hack.) Stapf.	20
Сорго хлебное (джугара) — <i>Sorghum cernuum</i> Host.	29
Сорго конспикум — <i>Sorghum conspicuum</i> Snowd.	20
Дохла — <i>Sorghum dochna</i> Snowd.	20
Сорго дурра — <i>Sorghum durra</i> Stapf.	20
Сорго эlegantное — <i>Sorghum elegans</i> (Koren) Showd	20
Сорго алепское (гумай) — <i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers	20, 40
Сорго мембранацеум — <i>Sorghum membranaceum</i> Chiov.	20
Сорго неврозум — <i>Sorghum nervosum</i> Bess. ex Schult.	20
Сорго нигриканс — <i>Sorghum nigricans</i> (Ruiz. et Pav.) Showd.	20
Сорго роксбургия — <i>Sorghum roxburghii</i> Stapf.	20
Сорго splendidum — <i>Sorghum splendidum</i> (Hack.) Snowd.	20
Сорго субглабресценс — <i>Sorghum subglabrescens</i>	20
Суданская трава — <i>Sorghum sudanense</i> (Piper) Stapf.	20
Сорго виргатум — <i>Sorghum virgatum</i> (Hack.) Stapf.	20
Однозернянка — <i>Triticum aegilopoides</i> (Link.) Bal.	14
Пшеница мягкая, или обыкновенная — <i>Triticum aestivum</i> L.	42
Пшеница эфиопская — <i>Triticum aethiopicum</i> Jakubz.	28
Пшеница широколистная — <i>Triticum amolissifolium</i> Zhuk.	42
Пшеница араратская — <i>Triticum araraticum</i> Jakubz.	28
Дикая одноостная однозернянка — <i>Triticum boeoticum</i> (Boiss.) Schiem.	14
Пшеница карликовая — <i>Triticum compactum</i> Host.	42
Дикая двузернянка — <i>Triticum dicoccoides</i> (Körn.) Aaronschn.	28
Пшеница полба (двузернянка) — <i>Triticum dicoccum</i> Schrank	28
Пшеница твердая — <i>Triticum durum</i> Dest.	28
Пшеница маха — <i>Triticum macha</i> Dekapr. et Menabde	42
Пшеница однозернянка (культурная) — <i>Triticum monosocum</i> L.	14
Пшеница месопотамская — <i>Triticum orientale</i> Pers.	28

Пшеница персидская — <i>Triticum persicum</i> Vav.	28
Пшеница полоникум — <i>Triticum polonicum</i> L.	28
Пшеница круглозернянка — <i>Triticum sphaerococcum</i> Perc.	42
Пшеница спельта — <i>Triticum spelta</i> L.	42
Пшеница Тимофеева — <i>Triticum timopheevi</i> Zhuk.	28
Пшеница тургидум — <i>Triticum turgidum</i> L.	28
Пшеница ванская Вавилова — <i>Triticum vavilovi</i> (Tuman.) Jaschz	42
Кукуруза (манс) — <i>Zea mays</i> L.	20

Семейство Ароидные — *Araceae* Juss.

Ароник восточный — <i>Arum orientale</i> Bieb.	28
Таро древнее — <i>Colocasia esculenta</i> (L.) Schott.	28
Филодендрон роскошный — <i>Monstera deliciosa</i> Linn.	24

ЛИТЕРАТУРА

- Босток К., Самнер Э. Хромосома эукариотической клетки.— М.: Наука, 1981.
- Вермель Е. М. История учения о клетке.— М.: Наука, 1970.
- Герасимова-Навашина Е. Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые теоретические аспекты//Проблемы эмбриологии.— Киев: Наукова думка, 1971.
- Глеба Ю. Ю., Сытник К. М. Клеточная инженерия растений.— Киев: Наукова думка, 1984.
- Де Робертис Э., Новинский В., Саэс Ф. Биология клетки.— М.: Мир, 1973.
- Збарский И. Б. Морфология, физиология и биохимия//Клеточное ядро.— М.: Наука, 1972.
- Зеленин А. А. Куш А. В., Прудовский И. Б. Реконструированная клетка.— М.: Наука, 1982.
- Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология. В 3 т. Т. 2.— М.: Мир, 1982.
- Ивановская Е. В. Цитозембриологическое исследование дифференцировки клеток растений.— М.: Мир, 1983.
- Леви А., Сикевич Ф. Структура и функции клетки.— М.: Мир, 1978.
- Малый практикум по цитологии/Под ред. Ю. С. Ченцова.— М.: Изд-во МГУ, 1977.
- Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления.— М.: ИЛ, 1963.
- Паушева З. П. Практикум по цитологии растений.— М.: Колос, 1974.
- Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений.— М.: Наука, 1976.
- Покровский А. А., Тутелян В. А. Лизосомы.— М.: Наука, 1976.
- Рудин Д., Уилки Д. Биогенез митохондрий.— М.: Мир, 1970.
- Спирин А. С., Гаврилова Л. П. Рибосома.— М.: Наука, 1972.
- Суонсон К., Мерц Т., Янг У. Цитогенетика.— М.: Мир, 1969.
- Трумен Д. Биохимия клеточной дифференцировки.— М.: Мир, 1976.
- Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих.— М.: Мир, 1975.
- Уотсон Дж. Молекулярная биология гена.— М.: Мир, 1978.
- Уэйли У. Аппарат Гольджи.— М.: Мир, 1978.
- Фрей-Висслинг А. Сравнительная органеллография цитоплазмы.— М.: Мир, 1976.
- Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки.— М.: Мир, 1968.
- Финеан Дж., Колман Р., Мичелл Р. Мембраны и их функции в клетке.— М.: Мир, 1977.
- Хромосомы культурных растений и их дикорастущих сородичей.— М.: Изд-во Университета дружбы народов, 1984.
- Ченцов Ю. С., Поляков В. Ю. Ультраструктура клеточного ядра.— М.: Наука, 1974.

- Автогамия 126, 177
 Автогамные растения 177
 Автополигаплоид 119, 120
 Автополиплоидия 129
 Автополиплоид 129, 133
 Автотетраплоид 119, 131, 136, 138
 Автотриплоид 131
 Аденозинтрифосфорная кислота
 (АТФ) 11, 28, 47, 94
 Акрогамия 182
 Алейроновые зерна 25, 211, 212
 Аллополигаплоид 119
 Аллополиплоид 129
 Аллополиплоидия 129
 Амилопласты 54, 55
 Амитоз 115, 116
 Амфидиплоид 130, 131, 133, 135
 Амфимиксис 177, 191, 200, 201
 Амфилоид 131
 Анафаза 5, 75, 78, 93, 96, 97, 98, 99,
 106, 109, 112, 121, 137, 144
 — поздняя 97
 — ранняя 96
 Андрогеиз 118, 123, 192, 193
 Андроец 177
 Анемофилия 162, 178
 Анеугаплоид 119
 Анеуплоидия 139
 Анизотропные структуры 8, 95
 Аномалии мейоза 139, 148
 — митоза 139, 148
 Антиподы 89, 90, 113, 118, 168, 169,
 170, 174, 175, 176, 195, 201
 Антиподальный аппарат 168, 172,
 175
 Антофеин 21
 Антоциан 21
 Анеугаплоиды 119, 139
 Апертуры 156
 Апираза 45
 Апогамия 192, 195
 — гаплоидная 195
 — диплоидная 195
 — нередуцированная 192, 195
 — редуцированная 192, 195
 Апомиксис 191, 194, 206, 201
 — автономный 191
 — индуцированный 191
 — наследственный 191
 — ненаследственный 191
 — полный 192
 — постенный 191
 — случайный 191
 — стимуляционный 191
 — частичный 192
 Апоорогамия 182, 198
 Апоспория 192, 195, 198, 201
 — генеративная 196
 — соматическая 195, 196
 Аппарат Гольджи 7, 12, 22, 23, 30,
 31, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 46, 47,
 64, 65, 72, 103, 105, 153, 173, 183,
 208, 219, 224
 Аргинин 83
 Артефакты 7
 Астросфера 95
 Археспорий 108, 120, 166, 172, 201
 — вторичный 149
 — многоклеточный 149
 Ахроматический аппарат 94
 Ахроматическое деление 94, 95
 Базигамия 182
 Базидиоспоры 67
 Базофильные свойства цитоплазмы
 42
 Биваленты 109, 110, 111, 119, 121
 Биспорические зародышевые мешки
 168
 Вакуоли 12, 14, 17, 23, 25, 26, 32,
 35, 39, 40, 41
 Вакуолярная мембрана 26
 — система 14
 Вегетативное ядро 179, 181
 Вирусология 7
 Выстилающий слой 149
 Галактаны 20
 Гаметогенез 149, 150, 155, 171
 Гаметофит 77, 107, 149, 161
 — женский 120, 163, 167, 171, 172
 — мужской 20, 153, 158, 161, 182
 Гаметы 31, 107, 133, 140, 160
 Гаметогенез 171, 184
 Гаплоид 117, 118, 119, 122, 123, 137,
 192, 193
 Гаплоидия 106, 109, 117, 124, 192
 Гаплоидный набор хромосом 5, 75,
 117
 Гаплофаза 107, 217

Гаусторий 176, 209, 210, 212, 219
 Гейтеногамия 177
 Гексада макроспор 121, 193
 Гексаплоид 133, 148
 Гель 27
 Гемицеллюлоза 19, 20, 104, 105, 173
 Генеративная апоспория 196
 Генеративная клетка 181, 182
 Генетическая информация 123
 Генная стерильность 149
 Геном 77, 119, 122, 123, 124 133
 Генофор 12, 87
 Гены 12, 89, 120, 130, 149
 Гетероауксин 176
 Гетерозис 118, 139
 Гетероплоидия 139
 Гетерохроматин 82, 90
 Гетерохроматин 82, 90
 Гетерохроматиновые районы (участки) 83
 Гиалоплазма 12, 22, 25, 26, 27, 28, 42, 104, 105
 Гинцей 163, 177
 — апокарпный 163
 — лизикарпный 163
 — паракарпный 164
 — синкарпный 163
 — ценокарпный 163, 164
 Гиногенез 192
 Гипокотиль 216, 224
 Гипофизис 218
 Гнездо пыльника 149
 Гомология 13, 14, 110, 139, 140
 Граны 57, 59, 60, 151
 Гуанин 84
 Двойное оплодотворение 6, 184, 185, 189
 Двойной трисомик 140
 Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), см. Кислота 13, 14, 52, 66, 74, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 90, 91, 93, 96, 122, 153, 157
 Дезоксирибоза 84
 Дезоксирибонуклеопротейды (ДНП) 68, 75, 82, 84, 88
 Декапитация 148
 Декаплоид 124
 Деление клетки 14, 91
 — ядра 91
 Делеции 143
 Деспирализация 112, 113
 Диада клеток 109, 112, 193
 Диакinesis 106, 107, 108, 111
 Дикарион 67
 Диктиосомы 38, 39, 40, 41, 102, 153, 154, 180
 Диплоид 107, 119, 120, 121, 122, 123, 131, 136
 Диплоидное ядро 5, 75, 114, 117, 148

Дипломема 94, 96, 111, 113
 Диплофаза 107
 Диспермия 188
 Дифференцировка клетки 11
 Дифференцированное центрифугирование 47, 52
 Дихогамия 177
 ДНК, см. Кислота дезоксирибонуклеиновая
 ДНП, см. Дезоксирибонуклеопротейды
 Друзы — 25
 Дупликация 143
 Дыхание 138

Жгутики 12
 Жизнеспособность 14

Завязь 90, 163, 181
 Зародыш 17, 118, 184, 192, 193, 201, 203, 204, 205, 206, 211, 217, 218, 219, 220, 222, 223
 — типы развития 201
 Зародышевая клетка — 163
 Зародышевый мешок 118, 119, 166, 167, 168, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 181, 183, 184, 188, 189, 192, 193, 194, 195, 201, 205, 207, 208, 209, 210, 219, 220, 221
 — апоспорический
 — биспорический 168
 — моноспорический 168
 — нормального типа
 — тетраспорический 168, 170
 Зачаток корня 216
 Зигонема 106, 107
 Зигота 17, 184, 187, 202, 203
 Золь 27
 Зоогаметы 17
 Зооспоры 17

Идиограмма 81
 Иллегитимное опыление 178
 Инвагинация 30, 176
 Инверсия 143
 Инициальные частицы 52
 Интегумент 164, 166, 223
 Интеркинез 108, 112, 109, 166
 Интерфаза 66, 75, 82, 88, 92, 94, 106, 112, 121, 122, 144
 Интерфазное ядро 66, 75, 91, 94, 106, 115
 Интина 155, 156
 Интуссусцепция 30

Каллоза 155, 176
 Каменные клетки 19
 Карбоксипенттидаза 46
 Кариограмма 81

- Кариокинез 91
 Кариология 6
 Кариотип 81
 Каротин 21, 54, 139
 Каротинопласты 54
 Кислота (ы) 7, 9, 20, 21, 52, 53
 — аденозинтрифосфорная (АТФ) 8, 11, 28, 94
 — дезоксирибонуклеиновая (ДНК) 8, 12, 14, 45, 66, 68, 69, 74, 75, 82, 83, 84, 86, 87, 89, 90, 91, 92, 93, 96, 115, 116, 153, 192, 205
 — жирные 14, 35
 — нуклеиновые 89, 19, 24, 46, 64, 113, 166, 176, 205
 — рибонуклеиновые (РНК) 14, 16, 27, 28, 41, 42, 43, 44, 46, 68, 69, 72, 83, 89, 90, 91, 158, 172, 205
 Клейстогамия 177
 Клетка 14, 17, 23, 24
 — апикальная 218
 — базальная 215
 — вегетативная 157, 158, 159
 — генеративная 17, 31, 105, 143, 157, 158, 159, 160
 — инициальная 56
 Клеточная мембрана 17, 26
 — оболочка 12, 14, 17, 20, 30, 35, 39, 103
 — пластинка 101, 103
 — стенка 14, 21, 22, 23, 25, 91, 103, 112, 148, 207, 208
 Клеточное деление 5, 96
 Клеточный сок 32
 — центр 94, 96
 Колеоптиле 104, 219, 220, 222
 Колеориза 44, 220, 222
 Колленхима 113
 Колхицин 114, 131, 143, 144, 145
 Комплекс антипод 173, 175
 Комплекс Гольджи (см. Аппарат Гольджи)
 Конденсация хромосом 115
 Конъюгация хромосом 107, 110, 118, 120
 Корпус 216
 Коэффициент седиментации 41
 Красинуцеллятные сепяпочки 165
 Крахмал 56, 210, 212
 Крахмальные зерна 5, 24, 56, 59, 151, 175, 210
 Кристаллоиды 212
 Кристаллы 24, 25, 37
 Кристы 51, 53
 Кроссинговер 88, 107, 111, 112
 Ксантофилл 21, 54
 Ксеногамия 177
 Кутикула 21
 Кутин 19, 21
 Кутинизация 20, 21
 Ламеллы 57, 95
 Ламеллярная система 12, 55, 65, 221
 Ламеллярные структуры 174
 Легитимное опыление 178
 Лейкопласты 54, 55, 56, 59, 60
 Лептонема 106, 107, 108
 Лигнин 20
 Лизосомы 12, 45, 46, 47, 69, 70
 Ликопин 54
 Липаза 45
 Липиды 27, 34, 153
 Липопротенды 28
 Люминесценция 8
 Макроспора 109, 112, 163, 166, 167, 168, 169, 201
 Макроспорогенез 163, 166, 171
 Материнская клетка 107
 — макроспор 107, 120, 121, 149, 165, 166
 — микроспор 120, 121, 153, 154
 Матрикс 83
 Мацерация 4
 Мегапластиды 59
 Межклетники 20, 18, 25
 Межклеточное вещество 4, 17, 18, 19, 20
 Межмицеллярные промежутки 20
 Мезина 156
 Мезогамия 182
 Мезосомы 49
 Мейоз 5, 78, 105, 106, 107, 112, 118, 120, 121, 123, 124, 133, 140, 142, 153, 154, 166, 170, 193, 225
 Мембрана 11, 12
 Меристема 91, 149
 Метафаза 5, 75, 78, 80, 93, 95, 97, 98, 99, 108, 109, 111, 121, 130, 137, 144, 182
 Микроворсинки 51
 Микронуклеус 145, 193
 Микропиле 164, 188, 194
 Микропилярный канал 164
 Микросомы 27, 44
 Микроспора 107, 112, 149, 153, 156, 201
 Микроспорогенез 149, 153, 163, 193
 Микроспороцит 149
 Микротрубочки 22, 23, 26, 60, 61, 63, 65, 95, 161, 166
 Микрофибриллы 103, 104, 105
 Микрохирургия 9
 Микроэлемент 28
 Миксоплазмодий 32
 Миксоплоидия 147, 148
 Минерализация 20, 21
 Митоз 65, 73, 78, 91, 92, 93, 94, 95, 99, 106, 107, 112, 113, 114, 122, 143, 144, 145, 148, 157, 170
 Митотический аппарат 78, 91, 96, 99,

111, 113, 143
 — цикл 76, 77, 87, 91, 92, 113, 122, 187
 Митотическое веретено 95
 Митотическое деление 74, 75, 94, 99, 113, 122, 148
 Митохондриальный матрикс 51
 Митохондрии 7, 12, 14, 22, 23, 25, 27, 42, 44, 46, 47, 48, 49, 52, 53, 55, 71, 72, 151, 153, 161, 165, 173, 174, 175, 224
 Митохондриялогия 53
 Мозаичная ткань 137, 145, 147, 148
 Мозаичность 147
 Монада 121
 Моногаплоид 119
 Моноплоидия 117, 119, 137
 Монополярность митоза 145
 Моносомии 139
 Моноспермия 188
 Морфогенез 27
 Мочевина 22
 Мультивалентность 119, 145
 Мультиполярные митозы 145
 Мутагены 143, 145
 Мутанты 118, 139, 226
 — первичные 140
 — вторичные 140, 142
 — третичные 140, 142
 Мутация 88, 226
 Набор хромосом 124, 125
 Наследственная информация 68
 Нейрофибрилла 63
 Нейрофиламенты 63, 64
 Нерасхождение хромосом 145
 Несбалансированный набор 124
 Нитчатый аппарат 99, 173, 174
 Ноосомы 43
 Нуклеоид 12, 14
 Нуклеиновые кислоты, см. Кислоты
 Нуклеогистоны 83
 Нуклеотиды 36, 84
 Нуклеолонема 69
 Нуклеолярная зона 80
 Нуклеоплазма 67, 68, 69, 97
 Нуклеопротениды 153
 Нуллисомии 139
 Нуцеллус 115, 164, 165, 166, 204
 Нэкина 156
 Оболочка клетки 17, 19, 20, 69, 176, 186
 — ядра 11, 173, 175, 186
 Одревеснение 20
 Оксидоредуктаза 46
 Оксипролин 148
 Октаплоид 133
 Олеопласты 54

Онтогенез 4, 9, 16, 17, 37, 42, 45, 56, 109, 161, 206
 Оплодотворение 90, 106, 107, 149, 173, 175, 177, 184, 187, 188, 191, 223
 — двойное 184, 185, 189, 190, 191, 211
 — постмитотического типа 186, 187
 — промитотического типа 186
 — прогамная фаза 177, 178
 — соматическое 195, 196
 Опробковение 21
 Опыление 177, 178
 — перекрестное 177
 Орбикулы 153
 Органеллы 4, 8, 9, 12, 22, 24, 33, 38, 65, 165, 175
 Организатор ядрышка 80
 Ослизнение 20
 Осмиофильные гранулы 53, 175
 Осмотическое давление 12, 48
 Палинология 156
 Паренхима 16, 67
 Парихетальные клетки 149
 Парихетальный слой 149
 Партеногенез 118, 192, 194, 198
 — андрогенез 192
 — гаплоидный 192
 — генеративный 118
 — гиногенез 192
 — диплоидный 192
 — женский 192
 — мужской 192
 — нередуцированный 192, 193, 194, 195
 — редуцированный 192, 194
 Патологические митозы 143, 145, 148
 Пахинема 106, 107, 108, 110
 Пектин 19, 20, 34
 Пектиновые вещества 19, 20, 173
 Пектоцеллюлозная оболочка 104, 105
 Пентада макроспор 121, 193
 Пентаплоид 124
 Первичная оболочка 103
 — экзина 155
 Первичные клетки археспория 149
 Первичный мутант 140
 Первичное движение 31
 Перекрестное опыление 177
 Перимитохондриальное пространство 50, 52
 Перинуклеарное пространство 12, 65, 71, 74
 Периплазмодий 151
 — типичный, настоящий 151
 — нетипичный, ненастоящий 151
 Периплазматическое пространство 65, 71, 72, 211
 Перипластидное пространство 66, 105

- Перисперм 222
Пестик 163, 177, 178, 180, 181, 183, 194
— апокарпный 163
— лизикарпный 163
— паракарпный 163
— синкарпный 163
— центральный 163
Пикноз 145
Пиноцитоз 31, 46
Пиреноиды 54, 59
Пиримидин 84
Пиронин 44
Плазма основная 26
Плазмодесменные каналцы 17, 19, 30, 104, 151
Плазмалемма 4, 10, 11, 17, 25, 28, 29, 30, 35, 36, 40, 65, 102, 105, 173, 174, 175, 208, 211
Плазматическая мембрана 11, 12, 105
Плазмодесмы 19, 26, 35, 69, 103, 153, 173, 175
Плазмоллиз 29, 30, 32
Пластиды 9, 14, 22, 25, 42, 44, 53, 54, 71, 151, 153, 165, 173, 174, 212
Плацента 163
Плацентация (типы) 163
Плодолистики 163
Подвесок 198, 203, 217, 218, 219
Подсемядольное колено 217, 218, 220
Полигаплоид 118, 119, 148
Полимераза 83
Полипептидная цепь 42
Полиплоидия 113, 114, 124, 127, 129, 137, 138, 139, 140, 153, 175, 206, 225
Полиплоидные ряды 118, 124, 125, 135
Полирибосомы см. Полисомы
Полисомы 43, 139, 150
Политенизация 87, 88, 89, 114
Полиэмбриония 185, 201, 203, 204
— гаметофитно-спорофитная 202
— гаметофитно-гаметная 201
Поллинии 155, 178
Поллинистика 156
Политения 88, 89, 114, 175
Полухроматиды 82
Полус диктисом 38
— — дистальный 38
— — проксимальный 38
Полярные ядра 168, 169, 170, 172, 173, 174, 184
Пора 12, 20, 25, 26, 71, 93, 153, 156, 173
Поровые каналы 18
Порогамия 177, 182
Постмитотический тип двойного оплодотворения 186, 187
Постсинтетический период 92, 116
Почечка 220
Почкование ядра
Премитотический тип двойного оплодотворения 186, 187
Премитотический период, 92, 116, 186, 187
Пресинтетический период 92
Прокариоты 11, 12, 14, 59
Проламеллярное тело 151
Прометафаза 97
Промитохондрии 52
Пропластиды 55, 57, 153
Проростковые поры 156
Просферосома 44, 45
Протандрия 177
Протеиды 68
Протопласт 54
Протогиния 177
Протопектин 20
Протоплазма см. Плазмалемма
Протопласт 3, 19, 22, 36
Профаза 5, 75, 80, 82, 95, 96, 97, 107, 111, 113, 118, 120, 121, 137, 144
Прохромосома 69
Прозембрио 199, 207, 215
Псевдогамия 194
Псевдоапоспория 196
Псевдогамия 192
Псевдогаплоид 119
Псевдоплоид 119
Псевдоподий 31, 65
Пуриновое основание 84
Пуффы 89
Пыльник 149, 150, 153, 156, 162, 177
Пыльца 149, 150, 151, 155, 159, 162, 211
Пыльцевход 164
Пыльцевые гнезда 149
— зерна 137, 153, 156, 161, 178, 181, 183, 184, 194, 225
— трубки 31, 158, 159, 161, 162, 173, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 189, 185, 188, 191, 192, 194
Радиоавтография 9
Радиация ионизирующая 145
Разностолбчатость 178
Редукционное деление 106, 193
Редупликация хромосомы 175
Рекреция 30, 84
Реорганизация профазы 94
Репликация 82, 89, 91, 92, 96, 113, 122
Репродуктивные органы 133, 143
Реституционное деление 120, 153
Рибонуклеаза 30, 46, 72
Рибонуклеиновая кислота см. Кислоты

- информационная (иРНК) 43, 52, 69
- рибосомальная 42, 43, 69
- транспортная (тРНК) 43
- Рибонуклеопротеиды 43, 44
- Рибосомы 9, 12, 14, 22, 25, 26, 34, 36, 40, 41, 42, 43, 65, 153, 161, 165, 166, 173, 174, 175
- Рибофлавин 52
- Ризоид 24, 32
- Рыльце 163, 177, 180, 183
- Самонесовместимость 126, 127
- Самоопыление 126
- Сантипуаза 27
- Сбалансированный набор 124
- Связник 149
- Секреция 30
- Семя 222, 223
- Семядоли 217, 220
- Семяножка 164, 183, 122
- Семяносец 163, 164
- Семяпочка 107, 118, 163, 176, 182, 223
 - амфитропная 165
 - анатропная 164
 - атропная 164
 - гемитропная (полуобращенная) 164
 - кампилотропная 164
- Синапсис 107
- Синезеленые водоросли 12, 53, 59
- Синергиды 89, 118, 170, 172, 173, 175, 184, 185
- Синтез 14
- Синтетический период 92
- Сложная пыльца 155
- Сперматозоид 4, 31, 65
- Спермии 118, 119, 158, 160, 161, 162, 182, 184, 187, 188, 193
- Спермиогенез 155, 160, 162, 182, 185
- Спирализация 110, 111, 113, 124
- Спираль хромосомы 79
- Спирогира 4
- Спорада 121
- Спорогенные клетки 149
- Спорофит 107, 171
- Споры 91
- Спутник хромосом 78, 89, 89, 142
- Срединная пластинка 17, 20, 21, 23, 25, 40, 103
- Стебелек 16
- Стерильность 131, 133, 149, 194
- Столбик 163, 177, 180, 181, 182, 183, 184
- Стрепсиснема 106, 108
- Строма 53, 54
- Суберин 19, 20
- Субъединица 41, 44, 61, 64
- Суспенсор 215
- Сублимация 28
- Сферосомы 44, 47, 52, 153, 173, 212
- Сэкзина 156
- Танины 22, 223
- Тапетум 113, 149, 151, 153
 - амебодный 151, 152, 166
 - интегументальный 165
 - пыльника 113, 150, 152, 153
 - секреторный 151, 152, 165
- Теломера 78, 107, 144
- Телофаза 75, 93, 96, 97, 106, 112, 121, 137, 187
- Тенуинуцеллятные семязпочки 165
- Терминализация хиазм 111
- Тетрада макроспор 106, 121, 153, 166
 - микроспор 106, 121, 153, 155, 156, 172
- Тетраплоиды 113, 117, 127, 136, 138, 139, 145, 148
- Тетрасомик 139, 140
- Тилакоид 12, 28, 29, 57, 60
- Тимин 84
- Тирозин 44
- Тонопласты 29
- Транслокация хромосом 140, 142, 143
- Трансаминаза 46
- Третичный мутант 140
- Триада макроспор 121
- Триплоидия 117
- Триптофан
- Трисомии 139, 140
- Тритикале 129, 130
- Тубулин 63, 95
- Туника 216
- Ультраструктура клетки 64, 173, 175
- Ультрафиолетовые лучи 9, 83, 145
- Унивалент 121, 130, 193, 225
- Устьице 59, 137
- Фагоцитоз 46
- Ферменты 9, 19, 41, 45, 46, 51, 52, 55, 60, 162, 165, 176, 180, 181, 185, 211
- Фертильность пыльцы 130, 131, 149, 151, 193
- Фибриллы 65, 87, 88, 103
- Фибриллярный аппарат 30, 173
- Фиброзный слой 149, 161, 153
- Филогения 6
- Флуоресценция 8
- Форма клетки 16
- Фосфатаза 46, 84
- Фосфолипиды 52, 55
- Фосфорная кислота 45
- Фрагменты 90
- Фрагментация хромосом 115
- Фрагмопласт 65, 99, 102, 157, 208
- Фуникулус 164
- Функции клетки 91

- Халаза 164, 176
 Халазогамия 182
 Хиазмы 109, 110, 120
 Химера 147
 Хитин 22
 Хлоралгидрат 143
 Хлоропласты 4, 8, 11, 14, 23, 53, 54, 55, 57, 59, 60, 212, 221
 Хлорофилл 8, 21, 29, 57
 Хлорофилловые зерна 5, 25
 Хондриом 47
 Хондриоплазма 52
 Хроматиды 79, 80, 82, 87, 88, 89, 93, 96, 98, 99, 110, 112, 114, 121
 Хроматин 26, 74, 92, 93, 110
 Хроматофоры 4, 12, 53, 54, 90
 Хромомеры 83, 89
 Хромомемы 75, 82, 83, 87, 90, 92, 93, 175
 Хромопласты 54, 212
 Хромосома(ы) 5, 66, 74, 87, 88, 92
 — гомологичные 107, 111, 120
 — дицентрическая 80
 — метацентрическая 79, 80
 — митотическая 75, 92
 — моноцентрическая 80
 — политенные 87, 89
 — соматические
 — SAT 69, 80, 109
 Хромосомные аномалии 117, 146
 — мостики 145
 Хромоцентры 69, 82, 92

 Цветение 89, 160
 Целлобиоза 20
 Целлюлоза 19
 Целлюлярная патология 5
 Центральная клетка зародышевого мешка 168, 170, 173, 174, 184, 185, 188
 Центральное ядро 205
 Центриоли 25, 78, 94, 96, 107
 Центрифугирование 23, 24
 Центромера 78, 80, 81, 83, 93, 94, 96, 98, 110, 111
 Центросома 78, 94
 Центросфера 96
 Циклоз 31
 Цистерны 34, 35, 38, 39, 53, 65, 224
 Цитокинез 91, 93, 96, 101, 102, 160
 Цитология 3, 5, 6
 Цитоплазма 4, 9, 12, 16, 17, 19, 22, 24, 25, 31, 32, 33, 38, 39, 42, 44, 188
 Цитоплазматическая мембрана 42
 Цитоплазматический матрикс 42
 Цитосомы 47, 48
 Цитофотометрия 9

 Эвапоспория 195

 Экваториальная пластинка 98, 99, 111, 121, 160
 Экзина 155, 178
 Экзостом 160
 Экзоцитоз 30, 36, 67
 Экскреция 30
 Эктоплазма 65
 Эктэкзина 156
 Элементарная мембрана 45, 71
 Эмбриогенез 205, 218
 Эмбриония 192, 198
 — автономная 199
 — индуцированная 198
 — интегументальная 192, 194, 199
 — неиндуцированная 199
 — нуцеллярная 192, 194, 198, 199
 — стимулятивная 198, 199
 Эндоанафаза 113, 114
 Эндометафаза 113, 114
 Эндомитоз 88, 113, 114, 153, 193
 Эндоплазма 33, 65
 Эндоплазматическая сеть 12, 22, 23, 26, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 40, 42, 44, 45, 52, 71, 221, 219, 212, 173, 161, 94
 — агранулярная (гладкая) 36, 211
 — гранулярная (шероховатая) 36, 74, 151, 211, 212, 219
 Эндоплазматический ретикулум 33, 36
 Эндоплоидия 114
 Эндопрофаза 114
 Эндорепликация 88
 Эндосперм 20, 89, 115, 175, 184, 191, 194, 205, 206, 208, 209, 210, 211, 220, 222
 — базальный 206, 209
 — клеточный 206, 208, 209
 — мозаичный 210
 — нуклеарный 206
 — целлюлярный 206
 — ядерный 89, 206, 208, 210, 217
 Эндоспермогенез
 Эндостом 164
 Эндотелий 165
 Эндотелофаза 113, 114
 Эндотелий 149, 150
 Эндоцитоз 30, 65
 Энтомофилия 156, 178
 Энуклеация 22, 24
 Энхилема 35, 71, 72, 74
 Эсома 43
 Эпибласт 220
 Эпидермис 4, 14, 21, 44, 180, 223
 Эпикотиль 216
 Эргастоплазма 36, 42
 Эритроциты 4
 Эстераза 46
 Эугаплоид 119
 Эукариотические клетки 11, 34, 37,

48, 55, 66, 67, 71, 88

Эукариоты 11, 12, 91

Эуплоидия 117

Эухроматин 82, 90

Ядерная оболочка 12, 26, 42, 69, 71,

74, 93, 97, 113, 115

Ядерно-плазменные отношения 67,

72, 113, 120

Ядерная мембрана 70, 71

Ядерный сок 68

Ядро 5, 12, 14, 16, 22, 23, 24, 26, 44,

66, 67, 71, 77, 89, 91, 94, 172, 184,

185, 186, 188, 190, 210, 211

Ядрышко 12, 23, 24, 26, 66, 69, 70,

83, 90, 93, 111, 175, 186, 188, 190,

224

Ядрышковые хромосомы 81

Яйцевой аппарат 168, 169, 170, 171,

172, 176

Яйцеклетка 5, 11, 117, 118, 119, 168,

170, 172, 173, 184, 185, 186, 187,

188, 192, 201, 205, 210

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Строение растительной клетки	16
Клеточная оболочка и ее видоизменения	17
Цитоплазма и клеточные органеллы	22
Цитоплазма	25
Органеллы цитоплазмы	33
Клеточное ядро	66
Интерфазное ядро	66
Хромосомы	74
Деление клетки	91
Митоз	91
Мейоз	106
Эндомитоз	113
Амитоз	115
Хромосомные отклонения	117
Гаплоидия	117
Полиплоидия	124
Другие хромосомные аномалии	139
Гаметогенез	149
Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита	149
Микроспорогенез	149
Спермиогенез	155
Макроспорогенез и развитие женского гаметофита	163
Формирование семязпочки и макроспорогенез	163
Развитие женского гаметофита — зародышевого мешка	167
Размножение	177
Амфимиксис	177
Прогамная фаза	178
Фаза гамогенеза	184
Апомиксис	191
Полиэмбриония	201
Эмбриогенез	205
Развитие эндосперма	205
Развитие перисперма	213
Развитие зародыша	214
Использование цитологических методов в генетике и селекции	225
Приложение	228
Литература	237
Предметный указатель	238

**Анаида Иосифовна Атабекова,
Елена Ивановна Устинова**

ЦИТОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Зав. редакцией *И. П. Незговорова*
Редактор *Е. В. Кирсанова*
Художественный редактор *Е. Г. Прибегина*
Технический редактор *Н. В. Новикова*
Корректор *В. Н. Маркина*

ИБ № 4797

Сдано в набор 24.03.87. Подписано к печати 07.05.87. Т-01103. Формат 60×88¹/₁₆. Бумага кн.-журн. Гарнитура Литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 15,19. Усл. кр.-отт. 15,19. Уч.-изд. л. 16,34. Изд. № 263. Тираж 11 000 экз. Заказ № 1147. Цена 85 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат», 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 8 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 101898, Москва, Центр, Хохловский пер., 7.

В 1987 году
Всесоюзное объединение
«Агропромиздат»
выпустит в свет следующие учебники
для студентов
агрономических специальностей

Е. Н. Мишустин, В. Т. Емцев. МИКРОБИОЛОГИЯ.

В книге отражено современное состояние общей микробиологии и ее главные проблемы. Показаны новейшие достижения в области морфологии, физиологии и генетики микроорганизмов, приведена их систематика. Большое внимание уделено разнообразным метаболическим процессам, осуществляемым микроорганизмами. Значительная часть книги посвящена вопросам сельскохозяйственной микробиологии. Рассмотрен состав микронаселения различных типов почв, влияние обработки почвы, удобрений и пестицидов на микрофлору. Рассказано о применении микробиологических препаратов в сельском хозяйстве.

Г. В. Гуляев, Ю. Л. Гужов. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР.

Изложены основные вопросы общей селекции и семеноводства полевых культур. Дан материал по использованию ЭВМ в селекции. Рассмотрено создание сортов зерновых и других культур с заранее установленными параметрами, пригодных для возделывания по интенсивным технологиям. Рассказано о реализации перспективных селекционных программ, концентрации и специализации селекции и семеноводства, организации промышленного семеноводства.